ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 65

4

АПРЕЛЬ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1980

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Н. П. Кизим* и *Э. Г. Рабинович*

Сдано в набор 10.01.80. Подписано к печати 20.03.80. М-20785. Формат бумаги 70×108[1]/16. Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 10 + 4 вкл. (1/2 печ. л.) = 14.70 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 16.43. Тираж 2714. Тип. зак. 1030.

Издательство «Наука». Ленинградское отделение
199164. Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 551.21 : 531.3 : 581.524.4

Ю. И. Манько

ВУЛКАНИЗМ И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ

YU. I. MANKO. VOLCANISM AND DYNAMICS OF VEGETATION

Рассматриваются вопросы о непосредственном и косвенном влиянии вулканизма и сопутствующих ему явлений на растительность и ее динамику. Выделены зоны влияния вулканизма на растительный покров. Предложено называть смены растительности, происходящие под непосредственным влиянием вулканизма, вулканогенными, а среди сингенетических сукцессий различать первичные и вторичные.

Под влиянием современной вулканической деятельности на земном шаре находится обширная территория. Ареной современного активного вулканизма является бассейн Тихого океана. На территории СССР активный вулканизм характерен для п-ова Камчатка и Курильских островов, где насчитывается около 230 вулканов, из которых 67 относятся к действующим (Влодавец, Пийп, 1957; Горшков, 1957).

Вулканизм обусловливает своеобразные черты природы тех регионов, где он проявляется. Он определяет особенности литосферы (Страхов, 1963) и динамику рельефообразующих процессов (Мелекесцев, 1967; Мелекесцев и др., 1970), придает специфику геохимическим процессам (Перельман, 1961; Соколов, 1967), оказывает влияние на прозрачность и состав атмосферы (Федоров, 1921; Будыко, Пивоварова, 1967; Башарина, 1958, 1974, и др.) и выступает в качестве одного из основных факторов почвообразования (Зонн и др., 1963; Соколов, 1973). Под его воздействием гибнут одни и возникают другие растительные группировки, появляются и исчезают территории, пригодные для поселения растений. Вулканическая деятельность порождает специфический комплекс факторов, оказывающий влияние на растительность и обусловливающий ее динамику, причем большинство этих факторов свойственно только областям современного вулканизма. Однако влияние вулканической деятельности на природные процессы не исчерпывается региональными масштабами. Существует точка зрения о планетарном значении вулканизма (Брукс, 1952; Мархинин, 1966; Будыко, 1971; Ронов, 1978, и др.).

Интерес ботаников к вулканизму как фактору, оказывающему влияние на растительность, особенно проявился в связи с извержением Кракатау в 1883 г. Вопросы заселения растениями острова после извержения вулкана породили ожесточенную дискуссию, обзор которой приведен Е. В. Вульфом (1932) и П. У. Ричардсом (1961).

К настоящему времени накоплен большой материал о влиянии вулканизма на растительность. Значительная доля его собрана трудами вулканологов, изучающих последствия всех крупных извержений вулканов; имеется также много исследований, выполненных ботаниками в различных регионах. В частности, растительность, формирующаяся под влиянием вулканизма, хорошо изучена и по этому вопросу имеются обзорные сводки по Японии (Numata et al., 1972; Yoshioka, 1974, 1975), по Гавайским (Atkinson, 1970; Smathers, Muller-Dombois, 1974, и др.) и Малым Антильским (Howard, 1962) островам, а также по ряду других районов. Однако пока отсутствуют работы, обобщающие материалы по проблеме «вулка-

низм и растительность» и позволяющие в общем оценить роль вулканизма как фактора динамики растительного покрова. В предлагаемом обзоре, основанном на обобщении опубликованных материалов в вулканологической и ботанической литературе, а также на исследованиях автора на п-ове Камчатка и Курильских островах, в конспективном виде рассматриваются основные аспекты влияния вулканической деятельности на растительность.

К оценке влияния вулканизма на растительность

Влияние вулканизма на растительность можно разделить на непосредственное и косвенное. Непосредственное влияние — прямое воздействие проявлений вулканической деятельности: повреждение и уничтожение группировок растительности взрывной воздушной волной, отложениями взрывов, пирокластическими и лавовыми потоками; запыление и повреждение ассимиляционного аппарата и в целом надземной части растений аэральной пирокластикой; повреждение растений агрессивными газами; погребение отдельных ярусов или целых участков фитоценозов пирокластическим материалом.

Косвенное влияние обусловлено изменением окружающей среды — климатических факторов (изменения климата в результате снижения прихода лучистой энергии к поверхности земли как следствие загрязнения атмосферы вулканической пылью; изменение микроклимата в результате ускорения или замедления схода снежного покрова под влиянием отложений аэральных пеплов; создание определенного микроклимата в районе сольфатарных полей и около гидротермальных источников и т. д.), почвенно-гидрологических условий (нарушение сложившейся системы стока в результате отложения мощного чехла из пирокластики и возникновения новых лавовых покровов; изменение уровня грунтовых вод; привнесение новых минеральных частиц в почву, что нередко приводит к началу новой фазы почвообразовательного процесса; изменение физических и химических свойств среды; усиление или замедление процессов аккумуляции и эрозии и т. д.), состава атмосферы (поступление в биосферу воды, углекислого газа, хлористого водорода, сернистого газа и других химических соединений и элементов), а также электромагнитных полей.

Кроме того, к результатам косвенного влияния вулканической деятельности на растительность следует отнести нарушения сложившихся взаимоотношений в биоценозе, обусловленные разной степенью повреждения его компонентов и их неодинаковой реакцией на непосредственные и косвенные вулканические воздействия.

Вулканическая деятельность сопровождается рядом явлений (тектонические движения земной коры, грязевые потоки — лахары, сухие речки, цунами, пожары), которые в свою очередь оказывают как непосредственное, так и косвенное влияние на растительность, выступая в качестве самостоятельных факторов динамики растительного покрова.

В целом разделение влияния вулканизма и сопутствующих ему явлений на непосредственное и косвенное в значительной степени условно, так как во многих случаях растительность испытывает одновременно и то и другое.

Последствия воздействия на растительность проявлений вулканизма можно разделить на катастрофические, когда гибнет фитоценоз, сукцессионные — при существенных его изменениях, и инпульверизационные, связанные с привносом минеральных частиц, а также с изменением состава атмосферы и других компонентов биогеоценоза, но не сопровождающиеся быстрой и существенной перестройкой фитоценоза. Они зависят не только от характера проявлений вулканизма, но и от типа растительности, особенностей фитоценозов и слагающих их видов.

Масштабы влияния на растительный покров вулканической деятельности в зависимости от ее характера и активности могут быть

узколокальными, локальными, региональными и планетарными. Узколокальное влияние осуществляется в пределах отдельного вулканического сооружения или части его (лавовые потоки, сольфатарная деятельность, термальные источники, слабые эксплозии с незначительным выбросом пирокластики и т. п.). Локальное влияние проявляется и на прилегающих к действующим вулканам территориях (сухие речки, крупные лахары, отложения аэральной пирокластики, изменение газового состава атмосферы). При региональном влиянии последствия вулканической деятельности прослеживаются уже на обширной территории, такой как, например, п-ов Камчатка, о. Исландия и т. п. Планетарное влияние вулканизма обусловлено уменьшением прозрачности атмосферы в результате ее загрязнения вулканической пылью, что может, по мнению многих авторов (Федоров, 1921; Брукс, 1952; Марков, 1960; Мелекесцев, 1969; Будыко, 1971; Линдберг, 1972, и др.), привести к изменениям климата в планетарных масштабах.

Продолжительность влияния на растительность проявлений вулканической деятельности неодинакова. Непосредственное влияние большинства проявлений вулканизма осуществляется в течение короткого времени, исключение составляют лишь сольфатарная и гидротермальная деятельность. Косвенное влияние вулканизма на растительность обычно осуществляется значительно дольше. В целом продолжительность влияния вулканизма на растительность может быть кратковременной, продолжительной и весьма длительной. К кратковременному, проявляющемуся в течение вегетационного периода, а, возможно, на протяжении нескольких лет, можно отнести загрязнение атмосферы и ассимиляционного аппарата растений вулканическими пеплами, привнесение в биогеоценоз новых порций минеральных частиц в незначительном количестве, изменение состава атмосферы, ускорение или замедление схода снежного покрова и т. п. Продолжительное влияние обусловлено уничтожением или повреждением проявлениями вулканизма одних растительных группировок и формированием на их месте других, привнесением значительного количества минеральных частиц, хорошо выделяющихся в почвенном профиле в виде прослойки или слоя, и т. п. Оно действует на протяжении от нескольких десятилетий до двух-пяти столетий.

Весьма длительное влияние связано с сольфатарными и гидротермальными проявлениями, а также с коренным изменением условий местопроизрастания. Последнее может быть результатом единовременных (формирование почв на лавовых потоках, отложениях сухих речек, грязевых потоков и направленных взрывов и т. п.) или в известной степени систематических воздействий (образование слоистых почвенно-грунтовых толщ в результате неоднократного отложения пирокластического материала). Сюда же следует отнести изменение материнских горных пород в гидротермальных условиях (фумаролы, сольфатары, гидротермальные источники), а также нарушение системы стока, изменение уровня грунтовых вод, скорости процессов аккумуляции и эрозии под влиянием вулканической деятельности. Это влияние осуществляется в течение нескольких столетий и проявляется даже после прекращения вулканической деятельности; примером этому может служить формирование растительности на древневулканических горных породах (Ярошенко, 1961), а также на породах, измененных гидротермальной деятельностью.

По периодичности влияния на растительность вулканические и связанные с ними явления можно разделить на действующие в течение какого-то времени относительно постоянно (сольфатары, фумаролы, мофеты, термальные источники, сухие речки) и действующие эпизодически с разной продолжительностью покоя (аэральные пеплопады, излияния лавы, лахары и т. д.).

Оценка влияния вулканизма и сопутствующих ему явлений на растительный покров должна быть комплексной и отражать все стороны этого процесса (последствия, масштабы, продолжительность и периодичность). Попытка оценить в первом приближении воздействие проявлений вулка-

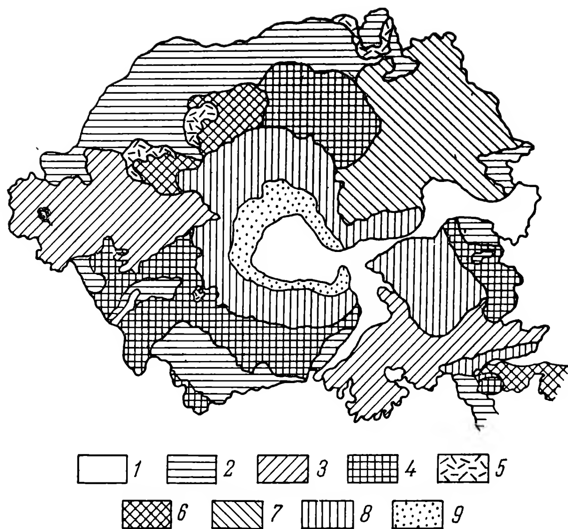


Рис. 1. Карта растительности вулкана Сакурадзима (по Tagawa, 1964).

1 — голый субстрат преимущественно на месте лавового потока 1946 г.; *2* — культивированные земли; *3* — травянистая стадия (*Nephrolepis cordifolia*, *Reynoutria japonica*, *Miscanthus sinensis* и другие виды) первичной сукцессии на месте лавовых потоков 1914 г.; *4* — участки, облесенные сосной *Pinus thunbergii*; *5* — вечнозеленый широколиственный лес (*Ficus wightiana*, *Machilus thunbergii* и другие виды); *6* — заросли кустарников после вырубки широколиственного леса; *7* — заросли кустарников (*Ligustrum japonicum*, *Oplismenus undulatifolius*, *Eurya laponica* и другие виды) после вырубки соснового леса; *8* — заросли *Alnus firma*; *9* — заросли *Miscanthus sinensis*.

низма на растительность была предпринята нами ранее (Манько, 1974а) на примере п-ова Камчатка и Курильских островов.

Вулканическая деятельность влияет не только на растительность, но и воздействует на все компоненты биогеоценоза и придает глубокую специфику биогеоценотическому процессу (постоянное привнесение вещества и энергии в виде минеральных частиц, газообразных продуктов, повышенная минерализация атмосферных осадков и почвенных вод), которому в областях современного вулканизма свойственна высокая динамичность в результате постоянных изменений каждого компонента биогеоценоза под непосредственным и косвенным влиянием вулканической деятельности и сопутствующих ей явлений.

Территория, прилегающая к активно действующим вулканам, по степени воздействия вулканизма на растительность и в целом на биогеоценозы в схематическом виде может быть разделена на своеобразные зоны. В непосредственной близости от вулканов располагается зона, где растительность испытывает наибольшее влияние вулканизма и сопутствующих ему явлений (взрывная воздушная волна, отложения направленных взрывов, пирокластические и лавовые потоки, сольфатарная деятельность, грязевые потоки, сухие речки; в этой зоне происходит отложение грубообломочного материала — бомб, лапилли, грубозернистого пепла; кроме того, здесь в основном оседает пирокластика, выбрасываемая при слабых эксплозиях). Последствия влияния на растительность вулканизма в этой зоне чаще всего могут быть оценены как катастрофические и сукцессионные, но в конкретных случаях они зависят от типа эруптивной деятельности вулканов, частоты и мощности их извержений. К этой зоне приурочены отмечаемые рядом авторов своеобразные вулканогенные пустыни, лишенные растительности. Однако площадь этой зоны невелика; обычно она размещается в пределах действующих вулканов и прилегающей к ним территории. Граница этой зоны может быть условно принята в пределах распространения лапилли и пирокластических потоков, дальность проявления которых, по В. И. Влодавцу (1962), — до нескольких десятков километров; в областях эффузивного вулканизма эта граница легко устанавливается по конечным частям лавовых потоков. На рис. 1 приводится пример размещения растительности в этой зоне.

С удалением от вулканов резко снижается число и частота влияния экзогенных факторов, порожденных вулканизмом и действующих на растительность. На некотором удалении от вулканов в качестве основного фактора, оказывающего непосредственное и косвенное влияние на растительность, выступают отложение пирокластического материала аэральным путем и загрязнение атмосферы вулканической пылью. Причем по

мере удаления от очагов вулканизма снижается количество отлагаемого аэральным путем пирокластического материала, его гранулометрический и химический составы (Гущенко, 1965, и др.), что определяет неодинаковый эффект воздействия его на растительность; последний в сильной степени зависит от минералогического состава пеплов (Ливеровский, 1959), присущего конкретным вулканам или отдельным периодам их деятельности. Последствия влияния вулканизма на растительность здесь могут быть оценены преимущественно как сукцессионные, но они определяются частотой пеплопадов и количеством пирокластического материала, отлагаемого на единицу площади, и его гранулометрическим, а также химическим составами. Внешние границы этой зоны зависят от общей активности вулканической деятельности на определенной территории и достаточно надежно могут быть выявлены по распространению слоисто-пепловых почв, формирующихся при постоянном отложении аэральной пирокластики.

Растительность внешней зоны, простирающейся далеко за пределами районов современного вулканизма, испытывает преимущественно инпульверизационное влияние. В то же время она подвержена влиянию климатических факторов, изменяемых при загрязнении атмосферы вулканической пылью. Инпульверизационное влияние вулканизма распространяется на очень большую, иногда огромную площадь; например, по данным И. В. Лучицкого (1971), площадь, на которой отмечались пеплопады, достигала 4 млн км^2.

Границы относительно постоянного непосредственного влияния вулканизма на растительный покров с достаточной достоверностью могут быть установлены по распространению вулканогенно-осадочных отложений. Размещение этих отложений наглядно показывает, что под влиянием вулканической деятельности находится обширная территория, прилегающая к очагам вулканизма. Например, на приводимых Н. М. Страховым (1963) схемах ареалы вулканогенно-осадочных комплексов выходят на значительное расстояние за пределы территории, на которой размещаются очаги вулканизма. Так, вокруг Исландии осадки, в крупноалевритовой фракции которых содержится вулканический пепел, залегают в виде овала, дальние точки которого отстоят от берега по длинной оси на 800—850, по короткой — на 220—250 км.

Зона неустойчивого непосредственного влияния вулканизма на растительность занимает обширную территорию. Поступление сюда тонких фракций пирокластического материала обусловлено наиболее крупными извержениями вулканов.

В целом воздействие вулканизма на растительность зависит прежде всего от типа эруптивной деятельности вулканов и их активности. Эксплозивная деятельность вулканов, в процессе которой выбрасывается огромное количество газов и пирокластического материала, влияет на растительность на больших, в ряде случаев огромных площадях путем отложения аэральной пирокластики и изменения среды. Экструзивная и эффузивная деятельность вулканов проявляется в узколокальных и локальных масштабах, но приводит к весьма существенным и длительным изменениям условий местообитания (постройка экструзивных куполов, лавовые потоки). При смешанных типах извержений (например, эффузивно-эксплозивном) масштабы влияния на растительность зависят от так называемого коэффициента эксплозивности, определяемого процентом рыхлых продуктов в общей массе изверженного материала.

Таким образом, современная вулканическая деятельность оказывает сильное влияние на растительный покров. Под воздействием ее проявлений формируется биогенно-вулканогенный тип круговорота вещества и энергии (Зонн, 1964), изменяются (подавляются или стимулируются) темпы биологического круговорота веществ (Зонн и др., 1963; Соколов, 1967), нарушаются трофические и в целом консортные связи, постоянно изменяются характер и темпы взаимодействия между компонентами биогеоценоза. В молодых вулканических районах процессы созидания и

разрушения рельефа проходят с высокой скоростью и сопровождаются быстрыми изменениями в растительном покрове. Наличие в областях современного вулканизма элементов рельефа различного возраста и генезиса предопределяет неодинаковые темпы динамики растительности.

Формы динамики растительности, возникающие под влиянием вулканизма

Вулканическая деятельность обусловливает различные формы динамики растительности. Иногда ее влияние сказывается лишь на сезонной и погодичной динамике фитоценоза, как это происходит, например, при изменении скорости схода снегового покрова после пеплопадов (Стариков, Дьяконов, 1954; Шамшин, 1963). Ускорение или замедление таяния снега особенно большое значение имеет в районах с ограниченной теплообеспеченностью. Например, по наблюдениям В. В. Никольской (1974), отложение пепла в 1970 г. на склонах вулкана Эбеко (о. Парамушир) способствовало почти полному исчезновению снежников, в результате чего растительность на альпийских лужайках развивалась интенсивнее.

Чаще всего вулканическая деятельность приводит к сменам в растительном покрове, которые характеризуются различной продолжительностью восстановления исходной растительности и разной глубиной перестройки растительных сообществ. Причины смен растительности под влиянием вулканизма обычно сложны, поскольку вулканогенные воздействия испытывают не только растительность, но и другие компоненты биогеоценоза. Так, отложение вулканических пеплов влияет на растительность, почвенные и микробиологические процессы, животный мир, климат и атмосферу, в результате чего конкретные причины динамики растительности без специальных исследований установить очень трудно. Видимо, в результате этого при изучении влияния пеплопадов даже на одну и ту же древесную породу исследователи приходят к разным выводам. Так, например, произошло при оценке влияния пеплопадов на лиственницу (Шамшин, 1965; Ловелиус, 1970).

Воздействие на растительность любого вулканогенного фактора вызывает целый ряд перестроек в фитоценозе и в целом в растительном покрове. Например, пеплы, оседающие в нижних ярусах фитоценоза, угнетающе действуют на моховой покров, что, по наблюдениям В. Г. Туркова (1963) и В. А. Шамшина (1965), проведенным на Камчатке, сопровождается ухудшением естественного возобновления ели аянской; это в свою очередь влияет на возрастную и восстановительную динамику лесов с участием ели. При систематическом отложении пеплов создаются благоприятные условия для внедрения в фитоценозы пионерных видов и длительного их сохранения. При значительной мощности пепловых отложений происходит гибель растительности, а затем формирование на этом месте пионерных группировок. Зарастание пеплов, так же как и отложений направленных взрывов, осуществляется быстро и зависит от обеспеченности территории зачатками растений. Начальные стадии зарастания рыхлых пирокластических отложений, по нашим наблюдениям на Камчатке, характеризуются поселением травянистых растений и кустарников. При благоприятных условиях на таких территориях быстро восстанавливается лесная обстановка. Так, на вулкане Комагатаке (о. Хоккайдо) на пемзовых потоках и полях уже через 30 лет после их образования сформировался первичный пионерный лес из *Populus maximowiczii* и *Betula platyphylla* var. *japonica* (Yoshioka, 1974).

Смены растительности, происходящие под влиянием сухих речек, в схематическом виде включают в себя такие этапы: 1) частичная или полная гибель древостоев (или отдельных ярусов) при погребении их наносами пирокластического материала, откладываемого водным потоком; 2) поселение пионерной растительности на отложенном материале; 3) формирование относительно устойчивых (климаксовых) группировок на участках, вышедших из зоны постоянного воздействия сухих речек.

По наблюдениям, проведенным на Камчатке в районе вулкана Шевелуч, формирование на отложениях сухих речек климаксовых растительных группировок с преобладанием ели аянской продолжается 150—200, а в ряде случаев — около 250 лет (Манько, 1974б). В других случаях в качестве заключительных выступают иные растительные группировки, которые могут отличаться также и скоростью становления (Былинкина, 1954; Взнуздаев, Карпачевский, 1960; Кабанов, 1964, и др.).

Однако этим не исчерпывается влияние сухих речек на формирование фитоценозов и динамику растительного покрова. В результате аккумулятивной работы сухих речек в районе их континентальных дельт возникают площади, сложенные рыхлым пылеватым и мелкозернистым материалом и лишенные растительности. На таких площадях отчетливо проявляется ветровая эрозия, оказывающая влияние на растительность, произрастающую по соседству с континентальными дельтами (запыление ассимиляционного аппарата, погребение растительности). Это в ряде случаев приводит к частичной или полной гибели растительности, засыпаемой эоловыми отложениями (Гавва, 1974), что в свою очередь вызывает изменение среды для соседних биогеоценозов и в ряде случаев может сопровождаться усилением деятельности насекомых-вредителей. Кроме того, сухие речки оказывают влияние на формирование растительности благодаря дренированию и увлажнению местообитаний; последнее особенно характерно для участков, расположенных ниже континентальных дельт.

Еще более длительное влияние на растительность оказывают лавовые потоки, зарастание которых идет очень долго. Например, на Камчатке становление относительно сомкнутых лиственничных лесов на вулканических лавах происходит в течение 800—1200 лет (Ефремов, 1973). Продолжителен этот процесс и на территориях, расположенных южнее, например в Японии. По наблюдениям Тагавы (Tagawa, 1964), на о. Сакурадзима в зарастании лавовых потоков выделяется ряд стадий: 1) лишайники и мхи (*Stereocaulon denudatum*, *Cladonia* sp., *Rhacomitrium canescens*) — эта стадия развивается в первые 20 лет после извержения; 2) травы (*Nephrolepis cordifolia*, *Reynoutria japonica*, *Miscanthus sinensis* и другие виды) — в течение 50 лет после извержения; 3) кустарники (*Alnus firma*, *Hydrangea paniculata* и другие виды) — 100 лет; 4) леса из *Cyclobalanopsis glauca* — 150—200 лет и 5) климаксовые леса из *Machilus thunbergii* — 500—700 лет. По мнению Yoshioka (1974), полностью климаксовый лес здесь восстанавливается примерно через 1000 лет после возникновения лавового потока. В других случаях зарастание лавовых потоков не обязательно проходит стадии, описанные Тагавой, да и продолжительность их сильно варьирует. Например, отмечены случаи, когда почти 300 лет растительность лавового потока остается на стадии лишайников и мхов.

Наиболее длительное влияние испытывает растительность, находящаяся в районе сольфатарных полей и около гидротермальных источников.

Формирование и смены растительности под влиянием сольфатар зависят от эдафических условий, измененных их деятельностью, от устойчивости отдельных видов растений к токсичным газам (хлористый и фтористый водород, сероводород, сернистый газ и т. д.), а также от особенности микроклимата в зоне их проявления. Около активных сольфатар проявляется специфическая микрозональность в размещении растительных группировок (рис. 2), обусловленная различной устойчивостью видов к воздействию газов и своеобразным микроклиматическим условиям. Имеются сведения о формировании здесь специфического состава микроорганизмов и фауны. Перестройка растительных группировок вокруг сольфатар тесно связана с изменением интенсивности их деятельности (Howard, 1962; Ворошилов и др., 1977, и др.). Растительные сообщества, формирующиеся вокруг сольфатар на территории Японии, охарактеризованы рядом авторов (Yoshioka et al., 1965; Ohba, 1975 и др.).

В районе действия гидротермальных источников на растительность влияет специфический микроклимат, особые эдафические условия и химический состав этих источников. Размещению растительности здесь также

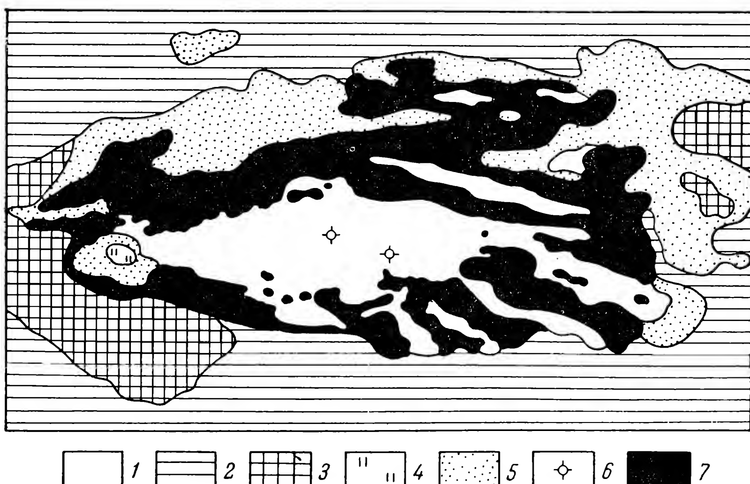


Рис. 2. Схема размещения растительности в районе сольфатарного поля на вулкане Менделеева (по Ворошилову и др., 1977).

1 — микрозона, где отсутствуют высшие растения и лишайники; 2 — темнохвойные леса (*Picea glehnii*, *P. microsperma*, *Abies sachalinensis*), 3 — каменноберезовые леса (*Betula ermanii*); 4 — заросли *Phragmites australis*; 5 — заросли *Sasa kurilensis*; 6 — действующие сольфатары; 7 — заросли *Pinus pumila*.

свойственна микрозональность (Тихомиров, 1957; Трасс, 1963, и др.). Отмечено, что гидротермальные источники способствуют отбору термофильных видов растений (Липшиц, 1936; Комаров, 1940; Hultén, 1972; Плотникова, Трулевич, 1975, и др.). Особенно большое значение для растительности термальные источники имеют на территориях с суровым и холодным климатом, выступая в качестве убежищ для реликтовых видов растений. По наблюдениям, проведенным в Японии (Yoshioka, 1975), термальные площадки способствуют проникновению тропических растений в районы более умеренной теплообеспеченности; в частности, тропический плаун *Lycopodium cernuum* обилен на фумаролах Японии.

Во многих случаях непосредственное влияние на растительность разных проявлений вулканической деятельности сходно — оно приводит к повреждению или гибели растительных группировок. Однако восстановление растительности после их воздействия осуществляется, как мы видели, неодинаковыми темпами и проходит различные стадии. Кроме того, эти воздействия сопровождаются разным косвенным влиянием на растительность. Например, отложения взрывов и лавовые потоки могут иметь для растительности катастрофические последствия и в ряде случаев вызывать сходные результаты в изменении среды (нарушение системы стока, перестройка гидросети), однако продолжительность заселения растительностью их крайне неодинакова; помимо этого, лавовые потоки нередко являются еще причиной возникновения лесных пожаров.

То же можно сказать и о динамике растительности под влиянием взрывных отложений, пирокластических и грязевых потоков, где наряду со сходными чертами по результатам воздействия их на растительность имеются и отличия, выражающиеся прежде всего во времени зарастания отложенного материала. Это связано с различной температурой отложений, а также с возможным переносом зачатков растений с перемещаемым материалом взрывом и грязевыми потоками; перенесение же зачатков растений пирокластическими потоками исключено, так как они имеют очень высокую температуру.

Таким образом, влияние современного вулканизма на динамику растительного покрова определяется прежде всего типом эруптивной деятельности вулканов, их активностью и мощностью извержений. Кроме того, оно зависит от устойчивости группировок растительности и отдельных видов растений к конкретным экзогенным факторам вулканического происхождения. С этой точки зрения области современного вулканизма

могут рассматриваться как естественные лаборатории по отбору устойчивых растений к воздействию токсичных газов, запылению ассимиляционного аппарата, к специфическим эдафическим условиям и т. п.

Растительный покров в областях современного вулканизма отличается высокой динамичностью, которая определяется удаленностью территории от очагов вулканизма и активностью последних. Особенно большое влияние вулканическая деятельность оказывает на растительность малых по размерам островных экосистем. С удалением от действующих вулканов динамичность растительного покрова снижается и возрастает степень выработанности растительных группировок. Это, в частности, достаточно отчетливо прослеживается на примере еловых лесов Камчатки: с удалением от очагов вулканизма происходит усиление роли мхов в нижних ярусах и осуществляется смена доминирующих видов в моховом покрове; одновременно снижается роль пионерных видов в кустарничково-травяном ярусе (Манько, Ворошилов, 1978).

Динамика фитоценозов и растительного покрова под влиянием вулканической деятельности не нашла отражения в существующих классификациях динамики растительности. Если классифицировать сукцессии на основании учета ведущих факторов, их вызывающих (Сукачев, 1964), то смены растительности, обусловленные непосредственным влиянием собственно вулканической деятельности (взрывная воздушная волна, отложения взрывов, раскаленные лавины, пирокластические и лавовые потоки, аэральные пеплопады, фумарольная и сольфатарная деятельность), необходимо относить к вулканогенным, каждый раз выделяя основную причину, приведшую к сукцессиям. Смены растительности, происходящие под косвенным влиянием вулканизма, целесообразно именовать по основному фактору, их обусловливающему, в то же время указывая, что он является результатом воздействия вулканизма; например, вулканогенно-климатические, вулканогенно-эдафические, вулканогенно-тектонические и т. п.

Смены растительности под влиянием грязевых потоков, сухих речек, цунами и других явлений, сопутствующих вулканизму, должны классифицироваться самостоятельно и называться по основной причине, их вызывающей, так, как это предлагает В. Н. Сукачев (1964).

В районах активного вулканизма вулканогенные смены происходят одновременно с другими видами смен (вулканогенно-эдафическими, под влиянием грязевых потоков и т. д.), поскольку извержения вулканов порождают целый комплекс факторов, действующих на растительность. Чтобы наглядно это представить, приведем только один пример достаточно хорошо изученного извержения камчатского вулкана Шевелуч, которое произошло 12 XI 1964. По исследованиям Г. С. Горшкова и Ю. М. Дубика (1969), объем изверженного и перемещенного материала в процессе извержения ориентировочно составлял 2.1—2.3 км^3. Отложения направленного взрыва покрыли площадь около 98 км^2, уничтожив березовые и лиственничные леса на площади 45 км^2, которые были погребены под 20-метровой толщей. Площадь зоны пеплопада превысила 100 тыс. км^2; на площади около 90 км^2 погиб лес в результате повреждения крупными обломками пемзы. Площадь пирокластических потоков, которые вклинились и в лесную зону, составляла около 50 км^2. Извержение сопровождалось грязевыми потоками в результате мгновенного таяния снега; эти потоки проникли в лесную зону, уничтожив в начале своего пути лесную растительность, а затем, широко разлившись по лесу, отложили принесенный материал (Горшков, Дубик, 1969). В результате отложений направленного взрыва нарушилась система стока и значительно активизировалась деятельность сухих речек (Манько, 1974б). В материале, отложенном пирокластическими потоками, проявлялась вторичная фуморальная деятельность.

По ориентировочным данным Б. И. Пийпа и Е. К. Мархинина (1965), только с пеплами в результате этого извержения было вынесено порядка 1.5 млн т водно-растворимых веществ.

В комплексе смен в растительном покрове, происходящих под влиянием вулканизма, следует различать случаи, когда смены начинаются на первичном субстрате, ранее не заселенном растениями. Это может происходить на ювенильном материале (отложения пирокластических потоков, аэральных пеплопадов, лава и т. д.), а также на материале старых вулканических построек, перемещенном взрывом, деятельностью грязевых потоков, сухих речек и т. п. Отличительной особенностью этих смен является отсутствие или очень малое количество зачатков растений в субстрате и самое главное — отсутствие почвы. Такие смены целесообразно рассматривать как первичные сингенетические сукцессии.[1] Они включают в себя первые стадии заселения растениями первично свободной территории (Александрова, 1964), возникшей в результате вулканической деятельности, а также территории, где ранее существовавшая растительность уничтожена и почвенный покров погребен на значительную глубину, не досягаемую для корней растений. Темпы их в зависимости от механических, химических и других свойств первичного субстрата, а также от условий окружающей среды будут сильно отличаться (например, развитие растительности на лавовых потоках — с одной стороны, и на отложениях сухих речек, лахаров — с другой, и т. п.).

В других случаях сукцессии осуществляются на участках, где ранее существовавшая растительность была уничтожена или сильно повреждена вулканическими или связанными с ними явлениями (вторично свободная территория, по Александровой, 1964). На таких площадях имеется почвенный покров (продукт прошлых взаимодействий компонентов биогеоценоза) на поверхности или на глубине, не превышающей величины корнеобитаемого слоя; они в большей степени обеспечены зачатками растений, т. е. смены происходят в принципиально иной обстановке. Вновь появляющаяся растительность в известном смысле наследует некоторые черты старой, и сингенетические сукцессии развиваются во многих случаях более целенаправленно. Такие сукцессии в отличие от первичных целесообразно именовать вторичными сингенетическими. Они в значительной степени отличаются от первичных по скорости смен, по составу и облику группировок, формирующихся на первых стадиях сингенеза, хотя в конечном счете и при первичном и при вторичном сингенезе часто происходит становление близких по существу, относительно устойчивых (так называемых климаксовых) группировок.

Темпы первичных и вторичных сингенетических сукцессий в значительной степени зависят также от площади участков, на которых они осуществляются, и наличия источников зачатков растений на прилегающей территории. Например, на небольших островах скорость восстановления растительности, уничтоженной вулканической деятельностью, будет заведомо меньше, чем на территориях, где растительный покров уничтожен лишь на части площади.

В областях современного вулканизма можно видеть различные этапы дегрессии и демутации растительности под влиянием вулканической деятельности и различные этапы заселения растениями первичных экотопов, а также формирования сомкнутых группировок растительности. В качестве особенности динамики биогеоценозов этой территории можно назвать ярко выраженные сингенетические сукцессии, элементы которых отчетливо проявляются даже в сложившихся лесных сообществах климаксового типа. Это служит достаточно убедительным показателем того, что биогеоценотический процесс по мере выработанности сообществ здесь менее замедляет свои темпы, чем на территориях, где не проявляется вулканическая деятельность. Кроме того, в областях современного вулканизма, как мы отмечали выше, биогеоценотическому процессу свойственна высокая динамичность.

---

[1] Термин «первичный сингенез» употреблял А. П. Шенников (1964), однако им не разъяснено его содержание.

Вулканическая деятельность накладывает существенный отпечаток на филоценогенетические сукцессии, выступая в качестве одного из факторов видообразования у растений, который контролирует отбор форм, устойчивых к специфическим изменениям экологической обстановки под влиянием вулканизма. К сожалению, связь видообразования у растений с проявлениями вулканизма до настоящего времени изучена крайне плохо, но имеются отдельные данные, например, о возникновении эндемичных видов растений под влиянием гидротермальной деятельности (Липшиц, 1936).

Специфические экологические условия, формирующиеся под влиянием вулканизма, могут способствовать внедрению в биогеоценозы новых видов, более приспособленных к существованию в этой обстановке, т. е. вулканизм оказывает влияние и на селектогенетические сукцессии.

В целом вулканизм может выступать в качестве одной из основных причин, обусловливающих гологенетические сукцессии растительности, приводя прежде всего к изменению литосферы (формирование самостоятельного типа литогенеза — вулканогенно-осадочного; Страхов, 1963) и оказывая влияние на рельеф, климат и состав атмосферы. В вулканических областях гологенетические сукцессии растительности проходят не только как общие смены, но и слагаются из локальных катастрофических сукцессий (частных смен, по Ярошенко, 1961), обусловленных воздействием вулканизма и имеющих необратимый характер. Таким образом, вулканизм оказывает влияние на все формы динамики растительного покрова и обусловливает сукцессии, развивающиеся на протяжении различного времени, — быстрые, длительные и вековые (по Лавренко, 1959).

Современный вулканизм хотя и является мощным фактором динамики растительного покрова, естественно, не может затушевать зональные особенности последнего. Во многих случаях проявления вулканизма нарушают высотную поясность растительности, обусловливают формирование своеобразных группировок растительности в специфичных эдафических, климатических и других условиях, накладывают существенный отпечаток на возрастную, восстановительную и вековую динамику фитоценозов, способствуют или препятствуют распространению отдельных видов, порождают своеобразные формы динамики, в полной мере не изученные до настоящего времени, оказывают непосредственное и косвенное влияние на отдельные виды и их популяции и т. д.

Однако все эти воздействия осуществляются в определенных зонально-климатических условиях, ослабляющих или усиливающих влияние вулканизма на конкретные виды растений и их группировки. В связи с этим динамика растительного покрова в различных географических зонах будет иметь принципиальные отличия, обусловленные прежде всего зональными причинами (теплообеспеченность, количество осадков, состав растительности). Например, такой показатель, как скорость зарастания лавовых покровов и отложений пирокластики, с увеличением тепло- и влагообеспеченности, как правило, значительно возрастает. Состав растительных группировок, формирующихся около сольфатар, также изменяется в зависимости от зональных условий, что хорошо показано на примере сольфатар Японии (Ohba, 1975; Yoshioka, 1975).

В заключение нам хочется обратить внимание на необходимость специального изучения динамики растительности различных природных зон под влиянием проявлений вулканизма и сопутствующих ему явлений. Это важно прежде всего с точки зрения создания научных основ природопользования в областях современного вулканизма, ибо воздействие вулканизма необходимо учитывать при организации пользования всеми видами растительных ресурсов, особенно лесами, которые выполняют на территориях современного вулканизма — потенциально опасных в эрозионном отношении — высокую охранную и защитную роль. Кроме того, области современного вулканизма, где вместе с аэральными пеплами в почву поступает огромное количество водно-растворимых веществ (Башарина, 1958, и др.), могут представлять практический интерес в разработке прие-

мов удобрения естественной растительности с целью увеличения ее продуктивности. Это важно не только для собственно вулканических областей, но и для других территорий, на которых произрастают общие с этими областями виды.

С экологической точки зрения области современного вулканизма представляют также большой интерес как территории, где происходит отбор видов и форм растений, устойчивых к своеобразным эдафическим и микроклиматическим условиям, а также к воздействию токсичных газов. Кроме того, области современного вулканизма заслуживают внимания и потому, что здесь длительное время проявляется динамическое равновесие между растительным покровом и сильными экзогенными воздействиями.

Изучение динамики растительности под влиянием вулканической деятельности имеет и фундаментальное значение, тем более что эта проблема до настоящего времени не привлекла еще должного внимания исследователей. К числу вопросов, которые относятся к проблеме современного вулканизма и имеют значение в познании особенностей динамики растительного покрова, можно назвать такие, как вулканизм и видообразование, особенности флорогенеза; последняя проблема поставлена А. И. Толмачевым (1972) для Камчатки, но она имеет несомненное значение для всех областей современного вулканизма, где постоянно появляются площади, не заселенные растительностью, и имеются элементы рельефа различного возраста и генезиса.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. **1964**. Изучение смен растительного покрова. Полевая геоботаника, III.

Башарина Л. А. **1958**. Вытяжки пепла и газы пепловой тучи вулкана Безымянного. Бюл. вулканолог. станц., 27. — **1974**. Влияние вулканической деятельности на химический состав осадков и воздух Камчатки. Бюл. вулканолог. станц., 50.

Брукс К. **1952**. Климаты прошлого.

Будыко М. И. **1971**. Климат и жизнь.

Будыко М. И., З. И. Пивоварова. **1967**. Влияние вулканических извержений на приходящую к поверхности Земли солнечную радиацию. Метеорология и гидрология. 10.

Былинкина А. А. **1954**. К исследованию сухих речек Ключевского вулкана. Тр. лабор. вулканолог., 8.

Взнуздаев Н. А., Л. О. Карпачевский. **1960**. «Сухие речки» Камчатки. Природа, 5.

Влодавец В. И. **1962**. Процессы, порождающие пирокластический материал и его первичное перемещение. В кн.: Вопросы вулканизма. М.

Влодавец В. И., Б. И. Пийп. **1957**. Каталог действующих вулканов Камчатки. Бюл. вулканолог. станц., 25.

Ворошилов В. П., А. Н. Сидельников, Г. И. Ворошилова, Ю. И. Манько. **1977**. Влияние сольфатарной деятельности на растительность (на примере вулкана Менделеева). В кн.: Почвенно-лесоводственные исследования на Дальнем Востоке. Владивосток.

Вульф Е. В. **1932**. Введение в историческую географию растений.

Гавва О. И. **1974**. Процессы эрозии почв на Камчатке, их последствия и возможные способы защиты. В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР (Мат. V Всесоюзн. симпозиума «Биологические проблемы Севера»). Магадан.

Горшков Г. С. **1957**. Каталог действующих вулканов Курильских островов. Бюл. вулканолог. станц., 25.

Горшков Г. С., Ю. М. Дубик. **1969**. Направленный взрыв на вулкане Шевелуч. В кн.: Вулканы и извержения. М.

Гущенко И. И. **1965**. Пеплы северной Камчатки и условия их образования.

Ефремов Д. Ф. **1973**. О генезисе лиственничных лесов центральной части Камчатки. Сб. тр. ДальНИИЛХ, 13. Повышение продуктивности лесов Дальнего Востока.

Зонн С. В. **1964**. Почва как компонент лесного биогеоценоза. В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М.

Зонн С. В., Л. О. Карпачевский, В. В. Стефин. **1963**. Лесные почвы Камчатки.

Кабанов Н. Е. **1964**. Зарастание песков «сухих» речек в Центральной Камчатке. Изв. СО АН СССР, сер. биол.-мед. наук, 12, 3.

Комаров В. Л. **1940**. Ботанический очерк Камчатки. Камчатский сб., 1. М—Л.

Лавренко Е. М. **1959**. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. Полевая геоботаника, I.

Ливеровский Ю. А. **1959**. Почвы равнин Камчатского полуострова.

Л и н д б е р г Г. У. 1972. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период.
Л и п ш и ц С. Ю. 1936. К познанию флоры и растительности горячих источников Камчатки. Бюл. МОИП, отд. биол., нов. сер., XIV, 2.
Л о в е л и у с Н. В. 1970. Влияние извержений вулканов на растительность Камчатки. Бот. ж., 55, 11.
Л у ч и ц к и й И. В. 1971. Основы палеовулканологии, ч. 1. Современные вулканы.
М а н ь к о Ю. И. 1974а. Влияние современного вулканизма на растительность Камчатки и Курильских островов. Комаровские чтения. XXII. — 1974б. Некоторые черты динамики лесной растительности Камчатки под влиянием сухих речек. Бот. ж., 59, 5.
М а н ь к о Ю. И., В. П. В о р о ш и л о в. 1978. Еловые леса Камчатки.
М а р к о в К. К. 1960. Палеогеография (Историческое землеведение). Изд. 2.
М а р х и н и н Е. К. 1966. Роль вулканических продуктов в формировании земной коры. В кн.: Современный вулканизм. М.
М е л е к е с ц е в И. В. 1967. Особенности некоторых рельефообразующих процессов молодых вулканических районов. Вопросы географии Камчатки, 5. — 1969. Вулканизм как возможная причина оледенений. В кн.: Вулканы и извержения. М.
М е л е к е с ц е в И. В., Т. С. К р а е в а я, О. А. Б р а й ц е в а. 1970. Рельеф и отложения молодых вулканических районов Камчатки.
Н и к о л ь с к а я В. В. 1974. О естественных тенденциях развития физико-географических провинций юга Дальнего Востока.
П е р е л ь м а н А. И. 1961. Геохимия ландшафта.
П и й п Б. И., Е. К. М а р х и н и н. 1965. Гигантское извержение вулкана Шевелуч 12 ноября 1964 г. Бюл. вулканолог. станц., 39.
П л о т н и к о в а Л. С., Н. В. Т р у л е в и ч. 1975. Зависимость флористического состава бассейна р. Паужетки от геотермальных источников. Бюл. ГБС, 98.
Р и ч а р д с П. У. 1961. Тропический дождевой лес.
Р о н о в А. Б. 1978. Принципы сохранения жизни в ходе геологической эволюции Земли. Природа, 4.
С о к о л о в И. А. 1967. Особенности геохимии ландшафтов Камчатки в связи с современной вулканической деятельностью. В кн.: Геохимия ландшафта. М. — 1973. Вулканизм и почвообразование (на примере Камчатки).
С т а р и к о в Г. Ф., П. Н. Д ь я к о н о в. 1954. Леса полуострова Камчатки.
С т р а х о в Н. М. 1963. Типы литогенеза и их эволюция в истории Земли.
С у к а ч е в В. Н. 1964. Динамика лесных биогеоценозов. В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М.
Т и х о м и р о в Б. А. 1957. К характеристике флоры и растительности термальных источников Чукотки. Бот. ж., 42, 9.
Т о л м а ч е в А. И. 1972. Вулканы Камчатки и вопросы флорогенеза (автореферат доклада). Комаровские чтения. XXIV.
Т р а с с Х. Х. 1963. О растительности окрестностей горячих ключей и гейзеров долины реки Гейзерной полуострова Камчатки. В кн.: Исследование природы Дальнего Востока. Таллин.
Т у р к о в В. Г. 1963. Естественное возобновление основных древесных пород среднего течения р. Камчатки и меры содействия ему. В кн.: Леса Камчатки и их лесохозяйственное значение. М.
Ф е д о р о в Е. Е. 1921. Влияние вулканической пыли на приходо-расход лучистой энергии и температуры воздуха. Природа, 7—9.
Ш а м ш и н В. А. 1963. Лесопожарное районирование Камчатской области. В кн.: Леса Камчатки и их лесохозяйственное значение. М. — 1965. Влияние вулканических пеплопадов на леса Центральной Камчатки. Вопр. географ. Камчатки, 3.
Ш е н н и к о в А. П. 1964. Введение в геоботанику.
Я р о ш е н к о П. Д. 1961. Геоботаника. Основные понятия, направления и методы.
A t k i n s o n I. A. E. 1970. Successional trends in the coastal and lowland forest of Mauna Loa and Kilauea volcanoes. Hawaii. Pacif. Sci., 23.
H o w a r d R. A. 1962. Volcanism and vegetation in the Lesser Antilles. J. Arnold Arb., 43, 3.
H u l t é n E. 1972. The plant cover of Southern Kamchatka. Arkiv för Botanic. Utgivet av Kungl. Swenska Vetenskap., Ser. 2, 7 (3).
N u m a t a M., A. M i j a w a k i, S. I t o w. 1972. Natural and semi-natural vegetation in Japan. Blumea, 20, 2.
O h b a T. 1975. Syntaxonomischer Überblick über die japanischen Solfataren-Pflanzengesellschaften. Phytocoenologia, 2, 3/4.
S m a t h e r s G. A., D. M u e l l e r - D o m b o i s. 1974. Invasion and recovery of vegetation after a volcanic eruption in Hawaii. Nat. park serv. Sci. monograph. ser., 5.
T a g a w a H. 1964. A study of the volcanic vegetation in Sakurajima, Southwest Japan. 1. Dynamics of vegetation. Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., ser. E (Biology), 3, 3—4.
Y o s h i o k a K. 1974. Volcanic vegetation. In: The flora and vegetation of Japan. — 1975. Volcanic vegetation. In: JIBP synthesis, 8.
Y o s h i o k a K., K. S a i t o, H. T a s h i b a n a. 1965. Solfatara vegetation at Osoreyama. Ecol. Rev., 16.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 1 VI 1976.

УДК (005) : 581.524.4

В. С. Ипатов, Л. А. Кирикова

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ ПОДХОД К СИНУЗИИ [1]

V. S. IPATOV, L. A. KIRIKOVA. A FUNCTIONAL APPROACH TO SYNUSIA

Предпринята попытка рассмотреть синузию с точки зрения ее функциональных особенностей. Показаны характер взаимоотношений между растениями, образующими синузию, специфика взаимодействий синузий друг с другом и со средой.

Почти в любом исследовании геоботанику в той или иной форме приходится иметь дело с синузией. Вместе с тем еще достаточно много неясных и спорных вопросов, связанных как с самим понятием «синузия», так и с трактовкой основных процессов, происходящих в ней, поэтому дальнейшая разработка представлений о синузии имеет первостепенный теоретический и практический интерес.

Авторы не ставили перед собой задачи сопоставлять и обсуждать достоинства того или иного определения синузии. В этом и нет необходимости, так как такая работа уже выполнена рядом авторов. Напомним, что исторические справки и сравнительный анализ определений синузии содержатся в работах В. В. Петровского (1960), С. А. Ильинской (1963), Г. И. Дохман (1963), В. В. Мазинга (1969), Х. Х. Трасса (1970) и некоторых других. Специальные исследования синузий проводили Т. М. Липпмаа (1946), Н. А. Миняев (1963), Б. Н. Норин (1966, 1970, 1979) и другие.

Рассмотрим основные признаки синузии.

Несмотря на известную противоречивость существующих определений синузии, для большинства из них, пожалуй, за исключением определения В. В. Алехина (1935) и авторов, разделяющих его взгляды, можно установить два общих признака. Синузию образуют растения одной или нескольких близких жизненных форм (1). Растения в синузии сближены, сомкнуты в подземных или надземных частях (2). Видимо, уже только внешнее проявление этих признаков даже без дополнительного анализа заставляет исследователя рассматривать синузию как особое образование. Нетрудно показать, что другие признаки синузии, также приводимые в определениях, заложены в скрытой форме в указанных выше, иные же являются их следствием. Так, по Липпмаа (1946), к элементарной жизненной форме относятся виды, имеющие одинаковые признаки в строении, поэтому они сходны экологически и биологически. Вместе с тем вполне логично допустить (и это признается в литературе), что и близкие жизненные формы также сходны в своих требованиях к условиям среды. Из этого вытекает следующий признак синузии — экологическое сходство растений, образующих синузию (3). Производными можно считать и следующие четыре признака. Экологическое сходство растений и их сближенность приводят к экологической обособленности синузий, к образованию пространственно единой экологической ниши (4). Сходство в размерах, в строении, в облике и сближенность обеспечивают морфологическую обособленность,

[1] Основные положения статьи доложены на годичной сессии научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» (Минск, 12 V 1976).

пространственную выраженность синузии (5). Сомкнутость в надземных или подземных частях имеет своим следствием взаимодействия между растениями (6). Сближенность образующих синузию растений, их достаточная плотность обеспечивают заметное влияние этой совокупности растений на среду, создание, по выражению Трасса (1970), своей «экосреды» (7). Следует указать еще одно свойство синузий, считающееся важнейшим, — их относительную автономность, выражающуюся, в частности, в том, что синузии одного и того же типа могут встретиться в комбинациях с синузиями разных типов (8).

В данной статье и идет речь о синузиях как объектах, обладающих перечисленными выше свойствами. Поскольку любое определение, в том числе и приведенное выше определение синузии в виде перечня восьми признаков, неполно отражает содержание явления, полезно привести в качестве примеров несколько конкретных объектов, которые нами считаются синузиями: это древостой, образованный одной породой; древостой, образованный разными породами, если они перемешаны диффузно и способны к длительному совместному существованию; моховой покров в лесу, образованный зелеными мхами (в то же время пятна кустистых лишайников и пятна зеленых мхов в бору зеленомошно-лишайниковом — разные синузии); куртина осоки волосистой и куртина пролески сибирской в дубраве — также разные синузии.

Для того чтобы установить специфику функционирования синузий, необходимо рассмотреть их с точки зрения 1) взаимоотношений растений внутри синузии; 2) взаимодействия коллектива растений, образующих синузию, со средой; 3) влияния коллектива растений, образующую синузию, на его отдельных членов; 4) взаимодействия синузий друг с другом. Такой подход к исследованиям синузий и назван авторами функциональным.

Обратимся к определению некоторых понятий, относящихся к взаимодействиям растений. Прежде всего необходимо разделить взаимодействия, как это обычно и делается, на непосредственные и опосредованные (топические), понимая под первыми такие, когда контакт между организмами осуществляется, минуя среду, а под вторыми — происходящие через среду. В иной плоскости удобно деление на пищевые (трофические) и ситуационные взаимодействия. К пищевым взаимодействиям мы относим такие, при которых воздействие заключается в изменении организмами количества, состава, состояния вещества и энергии, служащих продуктами потребления. Ситуационные взаимодействия заключаются в изменении условий питания и вообще отправления жизненных функций. Третье крупное разделение взаимодействий — на индивидуальные и коллективные. К индивидуальным относятся взаимодействия, происходящие между отдельными организмами. Даже если во взаимодействие какого-либо рода вовлечено некоторое количество организмов, но при этом в принципе возможно выделение взаимодействия между парами организмов, то они (взаимодействия) должны быть отнесены к индивидуальным. Коллективное воздействие не является простой суммой воздействий отдельных членов, здесь всегда имеет место эффект коллектива (усиление воздействия, появление новых свойств и пр.). Если воспринимающим воздействие элементом также является коллектив растений, то, разумеется, непосредственно восприятие осуществляется отдельными организмами либо в виде реакции на воздействие, либо реакции на изменение свойств среды (изменение микроклимата). Конечный результат выражается в совокупной реакции всех организмов.

Непосредственные трофические связи осуществляются в виде симбиоза, паразитизма, срастания организмов и т. п. и выражаются в совместном физиологическом функционировании организмов. Такие образования, вычленяя их из более широкого круга консортивных взаимодействий, мы назвали конфасциями, взаимодействия такого рода — конфасциальными (Ипатов, 1970б). По существу, исследуя взаимодействия между растениями, в частности в синузиях, мы всегда имеем дело с кон-

фасциями, а не с отдельными организмами; и лишь поскольку мы судим о результатах взаимодействия между конфасциями по изменению одного из ее компонентов, пользуемся словом «организм».

Схема опосредованных (топических) взаимодействий представлена в таблице, она требует некоторых пояснений. По способу воздействия они делятся на распределение и трансформацию, что соответствует делению взаимоотношений Е. М. Лавренко (1959) на конкурентные и средообразующие. Распределением назван такой способ трофического воздействия, когда имеет место одновременное потребление из единого источника одного и того же вещества и энергии. Это приводит к общему уменьшению ресурсов среды для всех взаимодействующих таким способом организмов. Здесь возможно представить два варианта: непропорциональное и пропорциональное потребностям распределение. Конкуренция — непропорциональное потребностям распределение вещества и энергии, приводящее к прогрессирующему уменьшению прироста, к угнетению отставших в росте. При ограниченных ресурсах среды в условиях конкуренции потребление у одних растений (господствующие) возрастает, у других (угнетенные) — падает. Следствием конкуренции является дифференциация особей в коллективе, а при длительном процессе и гибель угнетенных. Классический пример — самоизреживание древостоев. При пропорциональном распределении потребление должно было бы оставаться на одном уровне, но в процессе роста растений увеличиваются их потребности. Естественно, что увеличивающийся разрыв в потребностях и потреблении привел бы к гибели весь коллектив. Видимо, подобный тип взаимодействия в естественных условиях не наблюдается.

Схема опосредованных (топических) взаимодействий растений

Форма связей	Способ воздействия		Эффект взаимодействия	Тип взаимоотношений
Пищевые (трофические)	Распределение продуктов потребления	непропорциональное потребностям (конкуренция)	Дифференциация	Ценотический
		пропорциональное потребностям (взаимное ограничение?)		
	Трансформация продуктов потребления		Адаптация, изживание	Экологический
Ситуационные	Трансформация условий отправления жизненных функций			

Другой способ воздействия осуществляется путем трансформации среды, проявляющейся весьма многообразно. В рамках пищевых связей имеет место трансформация продуктов потребления, которая состоит в изменении одними организмами количества и состава вещества и энергии, потребляемых партнерами по взаимодействию. Воздействие может проявиться в потреблении, при этом в отличие от конкуренции здесь нет активного распределения, поскольку потребление разорвано во времени или пространстве, партнеры питаются остатками, т. е. наблюдается одностороннее ограничение. Воздействие может явиться также результатом отторжения частей тела — образования детрита, действия выделений, перевода элементов питания в иные формы (из доступных в недоступные, и наоборот) и т. п. Трансформация условий отправления жизненных функций включает в себя прежде всего изменение микроклимата — температурного режима, влажности, движения воздуха и пр. Воздействие путем трансформации среды приводит либо к адаптации (изменение количества, массы, размеров растений, их физиологического состояния), либо к изживанию растений и их совокупностей.

Разделение на ценотические [2] и экологические взаимодействия проведено по следующим соображениям: 1) ценотические взаимодействия свойственны только живым организмам, они специфичны; экологические же воздействия вполне аналогичны воздействию неживого; 2) при ценотических взаимодействиях отдельные составляющие среды являются средством взаимодействия, а при экологических воздействие производится путем изменения среды и непосредственно влияющим элементом является измененная среда.

В схеме не нашли отражения информационные взаимоотношения. Обмен информацией (если таковой вообще имеет место между растениями), видимо, следует рассматривать как регуляторный механизм при разных типах взаимодействия.

Вернемся к синузиям. В конкуренцию за средства жизни — элементы питания, влагу, свет — могут вступать только растения, сходные по потребностям. Однако этого условия для возникновения конкуренции недостаточно, необходимо также потребление вещества и энергии из одного источника и одновременно. Для этого необходимо, чтобы растения (их надземные или подземные части или и те, и другие) находились в одном слое. Например, деревья и травы принципиально не могут конкурировать за свет, так как их фотосинтезирующие органы находятся в разных слоях. Не может возникнуть конкуренция за влагу между травами или кустарничками, корни которых находятся в подстилке, с одной стороны, и деревьями — с другой, корни которых расположены в минеральном горизонте и частично в нижней части подстилки. Таким образом, в конкурентные отношения могут вступать растения одной или близких экобиоморф. По определению, принятому выше, именно такие растения входят в одну синузию. Следовательно, взаимоотношения растений внутри синузии носят характер конкуренции. Конкуренция в результате роста растений и увеличения потребностей приводит к дифференциации растений на господствующие, угнетенные и индетерминантные (Ипатов, 1968, 1969, 1970а; Тархова, 1971); при достаточной длительности таких отношений — к гибели угнетенных, к самоизреживанию. В одновидовых синузиях конкуренция, предохраняя от перенаселения, обеспечивает устойчивость, длительное существование коллектива растений. Синузии же, образованные растениями разных видов могут быть устойчивыми только в том случае, когда конкурентная сила и конкурентная выносливость[3] их сопоставимы, точнее амплитуды конкурентной силы и конкурентной выносливости перекрываются, так как и та, и другая варьируют в известных пределах у растений одного и того же вида. Такие виды можно назвать ценотически родственными.[4] Их количественные соотношения в синузии в относительно стабильных условиях среды и при конкуренции поддерживаются постоянными. При отсутствии ценотического родства более слабые виды элиминируются, поэтому в естественных условиях сколь-либо длительное существование растений таких видов в одной синузии невозможно. Подобные ситуации наблюдаются в опытах по выращиванию в смеси биотипов одного вида, в частности в опытах В. Н. Сукачева и его учеников с ивами, гречихой, одуванчиком, типчаком (Сукачев, 1927, 1935, 1959; Успенская, 1929; Романова, 1947), при исследовании совместных посевов разных видов (Сочава, 1926а, б; Шенников, 1944; Шенников, Бахтеев, 1951; Шахов, 1947; Макаревич, 1960, и др.), а также сортосмесей и травосмесей. Практически к концу опыта всегда нарушаются исходные соотношения био-

---

[2] В данном случае термин «ценотические» использован несколько уже, чем иногда его употребляют, относя к ценотическим любые процессы, происходящие в любой совокупности растений.

[3] Конкурентную силу можно предварительно определить как уровень потребления вещества и энергии, а конкурентную выносливость — как минимальный уровень потребления, ниже которого следует гибель растений.

[4] Du Rietz (1930) назвал способность образовывать устойчивые сочетания «социологическим родством», растений.

типов или видов одной экобиоморфы. По числу особей и жизненному состоянию преимущество получает один из биотипов или видов, причем не обязательно лучше развивающийся в чистом посеве. Иногда отдельные компоненты полностью исчезают. Последний случай может быть объяснен тем, что амплитуды конкурентной силы и выносливости не совпадают и конкурентно слабый партнер погибает. Устойчивое соотношение биотипов или видов устанавливается в соответствии с их конкурентной выносливостью при условии хотя бы частичного совпадения амплитуд конкурентной силы. В смеси остается только та часть особей, которая может успешно конкурировать с сильной. Примером может служить наблюдаемая в природе смешанная синузия ели и сосны. Отмечено, что в таких елово-сосновых древостоях сохраняются сосны со средним диаметром, заметно превышающим средний диаметр ели, причем коэффициент вариации диаметра сосны меньше по сравнению с коэффициентом вариации диаметра ели (Ипатов, 1976). Это вызвано тем, что деревья сосны того же диаметра, что и ели, обладают меньшей конкурентной силой и в результате конкуренции исключаются. Приведенный пример позволяет сделать вывод, что включение растений в синузию определяется в первую очередь не их видовой принадлежностью, а наличием ценотического родства при экологическом сходстве. Таким образом, следствием происходящих в синузии коллизий является ценотический отбор, в результате которого подбираются партнеры, равные по конкурентной силе.

Представляет интерес характер взаимоотношений древостоя и расположенного под ним сомкнутого подроста в лесу. Наше исследование (Ипатов, 1970а) показало, что процесс дифференциации в этих ценоэлементах идет самостоятельно, обособленно; в подросте также формируются и господствующие, и угнетенные экземпляры. Если бы имела место конкуренция между деревьями древостоя и подроста, то все особи подроста были бы угнетенными. Принимая конкуренцию между компонентами синузии в качестве ее необходимого признака, следует признать сомкнутый подрост отдельной от древостоя синузией. Уместно вспомнить, что Т. А. Работнов (1950) также считает возрастные популяции одного вида относящимися к разным синузиям. Отмеченную замкнутость ценотического процесса в синузии мы назвали автономностью первого рода. Естественно, эта автономность не абсолютна. Так, ценотический процесс в подчиненных синузиях, в частности в подросте, находится под прессом господствующей синузии — древостоя (перехват влаги, света), что выражается в меньшем уровне прироста под пологом леса, чем вне его.

Возникает вопрос, может ли существовать в естественных условиях достаточно длительно конкуренция между синузиями? Теоретически, видимо, мы должны отбросить такую возможность. Во-первых, если существует пространственная разделенность, хотя бы по вертикали, или значительное расхождение в характере потребностей, то, естественно, отсутствует материальная основа конкуренции. Однако если в силу каких-либо обстоятельств, например в процессе смен, и возникают между синузиями взаимоотношения типа конкуренции, то растения с существенно большей конкурентной силой, как говорилось, элиминируют слабого партнера, и такие сочетания синузий разрушаются. Устойчивыми будут только комбинации синузий, между растениями которых имеют место не конкурентные отношения, а приспособительные (адаптация). Примером подобного рода отношений могут служить отношения синузий ели и кислицы, сосны и зеленомошной синузии. По мере развития древостоев в первом случае формируется и развивается кисличный покров, а во втором — в сосняках на песках лишайниковый покров заменяется зеленомошным.

Обратимся к экологическим взаимодействиям. В отличие от ценотических так названы взаимодействия, возникающие между организмами через трансформированную среду. Трансформация среды в виде

одностороннего ограничения потребления, отторжения частей, изменения режимов влажности, температурного и других факторов приводит к изменению среды как взаимодействующего элемента. Здесь важны два обстоятельства. Во-первых, имеет место совокупный коллективный эффект в изменении среды: среда меняется под воздействием всех ценоэлементов — конфасций, ценоячеек, синузий в данном месте пространства. Во-вторых, измененная среда выступает как взаимодействующий элемент в системе среда—конфасция—ценоячейки—синузии. Поскольку при таком типе отношений среда включается в систему отношений как элемент, постольку конфасции, ценоячейки, синузии прямо, минуя фитоценоз, включаются в экосистему (Василевич, Ипатов, 1969). В этой системе синузии выступают по отношению друг к другу как создатели внешней среды (Миняев, 1963). Благодаря пространственному расслоению ценоэлементов можно во многих случаях вычленить вклад отдельных синузий в общую экологическую обстановку. Прежде всего это касается трансформации условий отправления жизненных функций, например микроклимата. В этом случае можно говорить о создании синузией своей среды (Шенников, 1964; Трасс, 1970). Таким образом, синузии связаны друг с другом экологическими процессами. Экологические процессы неспецифичны в том отношении, что сходные или одинаковые изменения среды могут быть вызваны как разными синузиями, так и неживыми объектами, особенно это касается ситуационных воздействий. Например, образованию зеленомошных синузий одинаково способствуют полог сосны, полог ели, поваленные деревья, валуны, плотные куртины вереска благодаря притенению, необходимому для разрастания зеленых мхов. Подобная неспецифичность экологических воздействий приводит к автономности синузий иного рода: не существует жесткой связи данного типа синузии с определенной комбинацией типов синузий, т. е. синузиям присуща комбинационная необязательность. Это свойство, как уже говорилось, широко признано в литературе.

Следующий вопрос касается характера экологического влияния синузии в целом на своих членов: может ли существовать синузия, образованная видом, меняющим среду неблагоприятно для себя, или могут ли существовать синузии, образованные разными видами, меняющими среду неблагоприятно для партнеров? Очевидно, что подобные синузии разрушались бы уже на первых стадиях своего формирования. Вместе с тем в эволюционном плане преимущество имеют виды, образующие плотные популяции, как чистые, так и смешанные, что возможно только в случае создания условий экологического комфорта для всех членов коллектива. Конечно, могут существовать и виды, вредящие себе экологически, но тогда они не образуют плотных популяций или занимают в динамических рядах кратковременно существующие ниши. Исходя из этого, можно говорить еще об одном свойстве синузии (правда, требующем экспериментальных доказательств): в синузию входят растения, трансформирующие среду благоприятно друг для друга. Это свойство приводит к тому, что в синузии идет не только ценотический отбор, но она обеспечивает и экологический отбор растений по их сходству в воздействии на среду.

Казалось бы, эволюционный процесс в этом случае должен был привести к утрате видами, образующими синузию, экологической и ценотической специфики. Однако этого не происходит. Тот же эволюционный процесс должен выработать устойчивые образования, иными словами, синузии должны обладать свойствами, обеспечивающими лабильность в меняющихся во времени и варьирующих в пространстве условиях среды. Это достигается неполным совпадением конкурентной силы видов, образующих синузию, что приводит к тому, что количественные соотношения видов складываются в разных условиях неодинаково и тем самым позволяют синузии сохраняться при колебаниях среды в сравнительно широком диапазоне. В направлении устойчивости работает и механизм создания и поддержания самой синузией благоприятной для себя среды.

Возникает противоречие, состоящее в том, что синузию могут образовывать виды, обладающие сходством по указанным нами признакам, а быть устойчивой, существовать в меняющихся условиях среды синузия может в случае, если растения в ней различаются. Это противоречие разрешается таким образом, что существует равновесие между сходством и различием в виде неполного наложения амплитуды свойств (экологических, ценотических) видов. В итоге в синузии обнаруживаются хотя и сходные виды, но сохранившие свою специфику. Иллюстрацией сказанному может служить зеленомошная синузия, основу которой составляют четыре вида: *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G., *Dicranum scoparium* Hedw., *D. polysetum* Mich. При большом экологическом сходстве и ценотическом родстве этих видов, обеспечивающих их совместное существование, несовпадение экологических оптимумов и неполное совпадение амплитуд отношения к таким факторам, как свет, опад, влажность и другие, а также создание благоприятной микроклиматической обстановки в ковре делают зеленомошную синузию чуть ли не вездесущей.

В итоге можно сказать, что синузии обладают следующими функциональными особенностями. Входящие в состав синузии растения обладают сходством в потребностях, ценотическим родством, сходством в трансформации среды в благоприятную для себя и своих партнеров сторону. В синузии идет единый ценотический процесс, он замкнут и в этом смысле автономен (автономность первого рода). В синузии идут и ценотический, и экологический отборы. Синузия связана с компонентами экосистемы экологическими процессами. Синузии свойственна комбинационная необязательность (автономность второго рода).

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В. 1935. Основные понятия и основные единицы в фитоценологии. Сов. бот., 5.

Василевич В. И., В. С. Ипатов. 1969. Некоторые черты структуры надорганизменных системных уровней. Журн. общ. биол., 6.

Дохман Г. И. 1963. Синузиальное сложение фитоценозов. Бюл. МОИП, отд. биол., 18.

Ильинская С. А. 1963. Изучение синузиальной структуры лесных сообществ. В кн.: Типы лесов Сибири. М.

Ипатов В. С. 1968. Дифференциация древостоя. 1. Вестн. ЛГУ, отд. биол., 21. — 1969. Дифференциация древостоя, 2. Вестн. ЛГУ, отд. биол., 15 — 1970. Дифференциация древостоев, 3. Вестн. ЛГУ, отд. биол., 3. — 1970б. Некоторые вопросы теории организации растительного покрова. Бот. ж., 55, 2. — 1976. Опыт статистической оценки взаимодействия между деревьями в чистых и смешанных синузиях сосны и ели. В кн.: Биоценотические отношения организмов. Тр. Петергоф. биологич. инст., 24.

Лавренко Е. М. 1959. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. Полевая геоботаника, I.

Липпмаа Т. М. 1946. О синузиях. Сов. бот., 3.

Мазинг В. В. 1969. Теоретические и методические проблемы изучения структуры растительности. Докл. по опубл. раб. на соиск. уч. степени докт. биол. наук. Тарту.

Макаревич В. Н. 1960. Изучение внутрисортовых и межсортовых взаимоотношений ячменей в зависимости от способа посева. Тр. Бот. инст. АН СССР, 3, 12.

Миняев Н. А. 1963. Структура растительных ассоциаций.

Норин Б. Н. 1966. О зональных типах растительного покрова в Арктике и Субарктике. Бот. ж., 51, 11. — 1970. О функциональной структуре растительных группировок лесотундры. Бот. ж., 55, 2. — 1979. Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры.

Петровский В. В. 1960. О структурных элементах фитоценозов. Бот. ж., 45, 3.

Работнов Т. А. 1950. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. Пробл. бот., 1.

Романова Е. А. 1947. Некоторые данные по экспериментальному изучению внутривидовой борьбы за существование у древесных растений. ДАН СССР, 8, 7.

Сочава В. Б. 1926а. Опыт фитосоциологического анализа взаимодействия между индивидами некоторых луговых растений. Журн. Русск. бот. общ., 1—2. — 1926б. Этюды по экспериментальной фитоценологии. Зап. Лен с.-х. инст., 3.

Сукачев В. Н. 1927. К вопросу о борьбе за существование между биотипами одного и того же вида. В кн.: Памяти акад. Н. П. Бородина. Л. — 1935. Опыт экспериментального изучения межбиотипной борьбы за существование у растений.

Тр. Петергоф. биологич. инст. ЛГУ, 15. — 1959. Новые данные по экспериментальному изучению взаимоотношений растений. Бюл. МОИП, отд. биол., 4.
Тархова Т. Н. 1971. Ценотическая дифференциация в синузиях *Polytrichum commune* Hedw., Бот. ж., 56, 4.
Трасс Х. Х. 1970. Ценоэлементы в растительных сообществах. В кн.: Теоретические проблемы фитоценологии и биогеоценологии. Тр. МОИП, 38, отд. биолог., секц. ботаники.
Успенская Л. И. 1929. К вопросу о влиянии интенсивности жизненного состязания между растениями на их развитие. Зап. Лен. с.-х. инст., 5, 4.
Шахов А. А. 1947. Борьба за существование в ценозе галофитов. Сов. бот., 4.
Шенников А. П. 1944. Заметки по биологии. Сравнение конкурентных свойств злаков. Сов. бот., 1. — 1964. Введение в геоботанику.
Шенников А. П., Ф. Х. Бахтеев. 1951. К созданию устойчивых агрофитоценозов из многолетних трав. Бот. ж., 36, 6.
Du Rietz. (1930). Vegetationsforschung auf sozialanalytischer Grundlage. Handb. der biol. Arbeitsmethoden, herausgegeben von E. Abderhalden, 5 (2).

Ленинградский государственный университет. Получено 11 IV 1979.

SUMMARY

The following functional pecularities are distinctive of synusiae. The plants included into synusia are ecologically similar; they are characterised by coenotic affinity and by the capacity to favourably transform the environmental conditions for themselves. The relationships within synusia are of competition character.

The independance of synusiae is shown in the circularity of the coenotic process and the optionality of combinations of synusia. Synusiae are connected with other components of the ecosystem by means of ecological processes.

УДК (005) : 584.524.4

Б. Н. Норин

РАСТИТЕЛЬНОЕ СООБЩЕСТВО КАК СИСТЕМА

B. N. NORIN. PLANT COMMUNITY AS A SYSTEM

На основе общих положений теории систем устанавливаются элементы и структура растительного сообщества как открытой дискретной эгрессивной системы, обладающей невысокой целостностью и ценотической замкнутостью различной степени.

Системный подход к объектам в самых различных областях науки и техники в настоящее время применяется очень широко. Основателем его считается Людвиг фон Берталанфи, который в конце 20—начале 30-х годов XX в. сформулировал основные принципы исследования живых объектов как открытых систем. Однако Берталанфи не был первым, ряд его предшественников пришли к аналогичным идеям, хотя и называли их несколько по-другому. Один из них, А. А. Богданов — создатель «всеобщей организационной науки (тектологии)», по существу — первого развернутого варианта общей теории систем, сформулировал свои идеи еще в 1912 г. (его трехтомная «Тектология» была опубликована в середине 20-х годов). Разбор основных положений тектологии очень четко дан А. Л. Тахтаджяном (1972).

В последние два десятилетия появилось очень много работ философов, математиков, биологов и специалистов других областей знания, посвященных теории систем. В этих работах, как и в более ранних, под системными исследованиями понимается такой подход к объектам, который рассматривает их как множества взаимосвязанных элементов, выступающих как единое целое. При этом, несмотря на крайнюю специфичность объектов различных областей знания, например биологии, психологии, лингвистики, кибернетики и др., теория систем выделяет в них наиболее общие закономерности и определяет общие подходы к их описанию, объяснению, предвидению и конструированию.

Единого общепризнанного определения системы в настоящее время не существует. Мы приняли то, которое в свое время дал Берталанфи (1973, с. 29), а именно: «Система может быть определена как совокупность элементов, находящихся в определенных отношениях друг с другом и со средой». Принципиально сходные с этим определения даны А. С. Мамзиным (1964), К. М. Хайловым (1966), И. В. Блаубергом, В. Н. Садовским и Э. Г. Юдиным (1969). Это определение близко и понятно биологам, его принимают, в частности, в одной из своих работ В. И. Василевич и В. С. Ипатов (1969). Позднее Василевич (1977, с. 7) уточняет это определение, вводя в него некоторые ограничения. Он пишет: «Наиболее целесообразно, на наш взгляд, считать системой совокупность объектов, которая связана внутри себя такими отношениями элементов, которые являются проявлением их существенных свойств и которые гораздо сильнее между элементами данной системы, чем отношения с элементами, не входящими в нее, или с другими системами. На границах систем связи становятся менее тесными или меняется их характер». Соглашаясь в целом с этим более узким пониманием системы, нам все же необходимо

высказать сомнение в том, что сила связи элементов внутри системы должна быть сильнее, чем между элементами разных систем. В биологических системах скорее нужно говорить об изменении характера связи элементов на границах системы, чем об изменении силы связи. В частности, на границе двух фитоценозов связи элементов не ослабевают, но характер их отношений несомненно изменяется.

Таким образом, система определяется через элементы и их отношения, связи.

Наиболее признано, что совокупность отношений, связей элементов является структурой системы. Так, В. И. Свидерский (1962) определяет структуру как способ связи элементов; А. Рапопорт (1969, с. 64) отмечает, что «структура системы — это совокупность отношений между ее частями»; Н. Ф. Овчинников (1969, с. 112) пишет: «Часто структура понимается как рисунок, как некоторая внешняя картина явления или объекта исследования. Ясно, что картина объекта позволяет лишь так или иначе описать его, но сама по себе не дает еще его объяснения... Структура — это устойчивая картина взаимных отношений элементов целостного объекта». К этому следует добавить, что понятие «структура» почти идентично понятию «организация» (например, огранизация науки, организация эмпирических данных, но не научно-исследовательская организация). Так, М. Ф. Веденов и В. И. Кремянский (1969, с. 14) считают, что «Общее определение организации почти полностью совпадает с определение структуры; близость этих понятий общеизвестна». Исходя из этого мы считаем, что структура, организация — это способ и характер отношений (связей) элементов системы.

Принимая данные определения системы и ее структуры, мы должны подчеркнуть следующие две особенности систем, не обосновывая их детально.

Первая — большинство объектов при системном подходе может рассматриваться с различных точек зрения, в разных аспектах. При этом будут меняться элементы, будет изменяться структура данного объекта, т. е. он будет представлять собой разные системы. Так, организм животного физиологом рассматривается как физиологическая система, имеющая соответствующую структуру, т. е. совокупность внутренних связей и функциональных реакций физиологических подсистем, являющихся элементами этой системы. В то же время данный организм животного анатомом будет рассматриваться как система элементов-органов (мышечная ткань, костная ткань и др.), структура которой заключается не в физиологических отправлениях, а в их физической связи и взаиморасположении, и т. п. Так же и растительный покров какого-либо района с точки зрения флориста и систематика будет рассматриваться как система семейств, родов или видов, имеющая определенную структуру, т. е. флорогенетические, географические, популяционные и другие связи и отношения. Но тот же растительный покров с точки зрения геоботаника является уже системой других элементов, системой фитоценозов или аналогичных им единиц уже с иной структурой — связями и взаимовлияниями ценотическими.

Таким образом, каждый объект в зависимости от способа рассмотрения может быть представлен как разные системы с разной структурой и разными элементами — в этом проявляется многоаспектность структур объектов исследования.

И вторая особенность, на которую необходимо обратить внимание,— системы образуют иерархию. То, что в данной системе рассматривается как элемент (подсистема), на более низком уровне часто будет являться уже особой системой, или наоборот,— на более высоком уровне будет выступать как элемент элемента. Так, в уже рассмотренном примере с флорой какого-либо района вид является элементом анализа данной флоры. В то же время популяция вида может быть рассмотрена как особая система. И одновременно флора данного района будет выступать как

элемент при исследовании, например, зонально-флористических подразделений растительности.

Прежде чем переходить к рассмотрению непосредственно фитоценологического материала, растительного сообщества, необходимо еще обратить внимание на то, что некоторыми исследователями отождествляются понятия «система» и «структура», когда структура определяется как инвариантный аспект системы и когда в структуру включаются не только отношения, но и сами элементы. Такое понимание, в частности, принял В. Б. Сочава (1967, 1978) при анализе геосистем. По этому поводу Василевич (1977, с. 8) правильно отмечает, что «такое понимание структуры лишает это понятие определенности. Деление параметров систем на изменчивые и инвариантные, конечно, допустимо, но оно лежит в совершенно иной плоскости». Прямое отождествление структуры и системы существует у В. М. Фридланда в его известных работах по структуре почвенного покрова. В монографии «Структура почвенного покрова» (1972, с. 8) он пишет: «Две...особенности структур почвенного покрова, образованных почвенными цепями,— их построение из определенных, повторяющихся компонентов и наличие взаимосвязей между компонентами, позволяют рассматривать их как системы». Здесь отождествляются предмет исследования и его структура. Фридланд при этом исходит из известного высказывания Б. Рассела (1957, с. 27) о том, что «выявить структуру объекта — значит упомянуть его части и способы, с помощью которых они вступают во взаимоотношения». Однако ведь несомненно, что просто взаимоотношений без элементов, которые вступают в эти взаимоотношения, не существует, т. е. не существует и структуры без элементов, но это не значит, что структура включает в себя и элементы. Отсюда же следует, что совершенно неприемлемо довольно широко распространенное, особенно среди биологов, мнение о том, что структура может быть определена, если перечислить состав системы. Такое перечисление дает состав элементов системы, но не ее структуру. Неприемлемость отождествления структуры и состава биогеоценотических систем особенно подчеркивает В. В. Мазинг (1973).

После рассмотрения некоторых общих вопросов теории систем переходим к биогеоценотическим, экологическим системам. То, что экологические системы являются в действительности системами, причем очень сложными, не вызывает ни у кого сомнений и не требует доказательств. Исходя из тезиса о многоаспектности структур объектов, мы обращаем внимание на один из способов рассмотрения экологических систем, широко разрабатывавшийся ранее и разрабатываемый до сих пор. Мы имеем в виду вещественно-энергетической подход (см., например, Ляпунов, Титлянова, 1974), при котором изучаются потоки вещества и энергии в экологической системе, строится ее вещественно-энергетическая структура, на основе последней делаются попытки объяснения функционирования и прогнозирования ее изменений. Несмотря на широко распространенный в настоящее время взгляд на биогеоценоз как на систему, определяемую такими вещественно-энергетическими потоками, по этому поводу уже раздаются справедливые критические замечания. Такие замечания высказывают многие экологи, в том числе Ю. Одум (1975), К. А. Куркин (1977) и др. Действительно, учет изменений массы биокомпонентов и потоков вещества и энергии не отражает функциональной значимости компонентов, так как масса биокомпонента не адекватна его значимости в биосистеме, так же как и потоки вещества и энергии не отражают биоценотического взаимодействия элементов. Я. И. Старобогатов (1970, с. 114) по этому поводу пишет, что основная проблема биогеоценологии — «выяснить, как будет изменяться численность (или какая-либо другая количественная характеристика) вида А, если ряд факторов, воздействующих на вид Б, изменят численность этого последнего. Трофодинамический подход принципиально не может ответить на этот вопрос. Он может лишь сказать, как изменится поток энергии к данному виду, но не как произойдет изменение численности его». В целом

вещественно-энергетический подход, если говорить языком теории систем, имеет слабую объяснительную и слабую предсказательную силу. В связи с этим несомненно необходима разработка иного подхода к структуре биогеоценоза.

Данное положение полностью относится и к растительному сообществу как элементу (подсистеме) экологической системы. То, что элемент какой-либо системы может рассматриваться как система на другом уровне, мы уже говорили. Это полностью относится и к растительному компоненту экологической системы, который может быть рассмотрен самостоятельно как фитоценотическая система.

Для такого рассмотрения необходимо установить элементы этой системы и исследовать ее структуру. Блауберг, Садовский и Юдин (1969) подчеркивают, что в любой системе среди множества связей необходимо отыскать специфические системообразующие связи. Так какие же связи в растительном сообществе будут специфическими системообразующими? Между какими элементами образуются эти связи?

Казалось бы естественным, что элементами многовидового растительного сообщества являются отдельные растения. Однако изучение показывает, что связи (взаимодействия) отдельных растений не могут привести к созданию многовидовой системы, так как эти связи (отношения) в большинстве случаев отрицательные, антагонистические, конкурентные, исключающие друг друга, что может приводить лишь к распаду, разрушению многовидовой системы фитоценоза.

Существует довольно распространенное мнение, что элементами ценотической системы — растительного сообщества — должны считаться видовые ценопопуляции. Однако про ценопопуляции (кроме тех случаев, когда они образуют синузии) можно сказать то же, что и про отдельные растения, а именно то, что связи между ними носят антагонистический, конкурентный характер, поэтому эти связи и не могут организовать, сплотить систему фитоценоза. Видовые популяции могут рассматриваться в границах растительного сообщества, но не как элементы ценотической системы, а как элементы флористической системы, структура которой, как мы уже указывали, строится на иных основаниях и отношениях, нежели структура ценотической системы.

Существует и еще одно твердое убеждение, что основная система связей в фитоценозе — это связи растений со средой, которые и являются специфическими системообразующими для фитоценоза. Но и данные связи не являются специфическими для растительного сообщества. Во-первых, они характерны и для отдельных растений. Во-вторых, это — связи между элементами биогеоценоза (например, почва $\rightleftarrows$ растительность), т. е. более высокой системы, а не между элементами фитоценоза.

Однако здесь имеется одно осложняющее обстоятельство, а именно, что специфические системообразующие ценотические взаимоотношения элементов фитоценоза осуществляются через среду. Но среда в данном случае выступает как канал связи — одни элементы воздействуют на изменение среды и это изменение отражается на других элементах. Данное положение подтверждается существующим в фитоценологии понятием и явлением той или иной ценотической замкнутости сообществ. «Ценотическая замкнутость проявляется в создании такого экологического режима, который допускает произрастание лишь определенного набора видов, и притом лимитирует их размножение» (Куркин, 1973, с. 137). Сущность данной замкнутости сообществ, как отмечал еще И. К. Пачоский (1921), «фитосоциальна» и сводится к перенаселенности и связанной с ней конкуренции. Среда является необходимым условием существования фитоценоза, но состав и строение его в конечном счете регулируются, организуются внутренними отношениями элементов, хотя и осуществляемыми через эту среду. Такое положение отражается в теории систем делением систем по типам их структур на жесткие и дискретные, корпускулярные (Малиновский, 1970). К жестким относятся такие связи элементов, когда изменение одного элемента влечет за собой изменения

в остальных частях системы. Таким системам противопоставляются дискретные, корпускулярные, в которых отдельные элементы связаны между собой не прямо, а через посредство их отношения к среде. Фитоценоз и является таким дискретным типом системы, где взаимодействия осуществляются преимущественно через изменения среды. При этом несомненно, что данная система, т. е. фитоценоз, обладает невысокой целостностью, тем более что в ней нет непосредственной связи всех элементов друг с другом и изменение или удаление одного из элементов часто не отражается на каком-либо другом в длинной цепи опосредованных связей (см. Садовский, 1973). Однако система, несмотря на это, обладает в той или иной степени целостностью, что в значительной мере обусловливается наличием в ней централизующего элемента в виде эдификатора, о чем мы скажем несколько позднее.

При анализе всех вышеприведенных положений мы как будто бы косвенно уже установили, как, с каких позиций нужно рассматривать структуру растительного сообщества. Но все же какие части сообщества могут рассматриваться как его элементы, так, чтобы связи между ними были системообразующими, и, помимо этого, чтобы принятая структура сообщества была в достаточной степени и объяснительной, и предсказательной?

Изучая растительные сообщества лесотундры, мы в некоторой степени подошли к решению данного вопроса (Норин, 1970, 1979). Исследование ценотических взаимодействий внутри растительного сообщества привело нас к убеждению, что элементами фитоценоза как системы являются синузии — элементарные одноярусные растительные группировки. Это убеждение основывается на том, что если между отдельными растениями, как мы уже отмечали, в большинстве случаев существуют антагонистические, реже нейтральные отношения, то многие синузии положительно реагируют на влияние ряда других синузий. Объяснение данного явления надо видеть в создании некоторыми синузиями благоприятной среды для ряда других синузий, что нейтрализует и превышает отрицательное, конкурентное отношение отдельных растений друг к другу. Вот эти благоприятные взаимодействия ряда синузий и могут рассматриваться как специфические системообразующие, благодаря которым создается достаточно устойчивое сочетание синузий, повторяющееся в некоторых условиях среды, т. е. создаются определенные типы сообществ. Отрицательные же отношения синузий в сообществе ведут к его упрощению, разрушению многовидового сообщества и превращению его в одновидовое. Таким образом, возникает определенная структура связей синузий сообщества, являющаяся его специфической ценофункциональной структурой.

Объяснительная сила такого понимания структуры сообщества, по-видимому, достаточно велика, так как, зная характер отношений одной синузии к другой, принципиально уже несложно путем эксперимента выяснить механизмы данных отношений. Нужно сказать, что эта структура подвижно-равновесна, т. е. «стремится» к самосохранению в некоторых границах навязанных (внешней средой, человеком) нарушений, т. е. ей свойственно состояние гомеостазиса. Такое состояние открытой системы, состояние подвижного равновесия, по Берталанфи, является ее стационарным состоянием.

Такова наиболее общая схема ценофункциональной структуры растительного сообщества, которая была названа В. Н. Беклемишевым (1960) и В. В. Мазингом (1966) функциональной структурой, Friederichs (1930) — биоценотическим коннексом, а Tischler (1951) — просто коннексом.

Однако наряду с функциональной структурой Беклемишев и Мазинг различают и пространственную структуру. Пространственная структура как синоним строения очень многими биологами считается единственным видом структуры биоценоза. Не останавливаясь на этом подробно, можно сказать словами Мазинга (1973, с. 150), что «целесообразно понятие структуры биогеоценоза рассматривать как общее понятие, включающее состав из подчиненных систем, их взаимное расположение (пространственную

или морфологическую структуру) и различные взаимоотношения между ними (функциональную структуру). . . Желая рассматривать структуру биогеоценоза как единство строения и функции, мы все же не должны смешивать «анатомию» и «физиологию» ценозов. Понятия морфологической структуры имеют свою специфику, и им не всегда можно придавать функциональное содержание, и, с другой стороны, функциональные части (подсистемы) не всегда могут быть увязаны с соответствующими элементами пространственной структуры».

Повторим еще раз, что в данной статье мы рассматриваем лишь функциональные системообразующие связи, т. е. структуру ценофункциональную.

С этой точки зрения, для того чтобы полнее представить структуру растительного сообщества, необходимо еще сказать об одном из элементов фитоценоза — о его центральном элементе — о синузии эдификатора. В фитоценологии эдификатором считается такой элемент, который в наибольшей степени через конкуренцию и средообразование влияет на другие элементы, или, как иногда образно говорят, диктует условия существования всем другим компонентам сообщества; его влияние в той или иной степени преобладает над другими.

Следует сказать, что в последнее время в среде геоботаников иногда высказывается мнение, что наличие эдификатора в фитоценозе не обязательно. Но это мнение высказывается теми геоботаниками, которые исходят из пространственного, морфологического (как мы говорили, из «анатомического») понимания структуры сообщества. Мы же исходим из ценофункциональной структуры сообщества, т. е. из того, что связи, образующие сообщество, системообразующие связи, являются ценофункциональными и основываются на конкуренции и средообразующей роли растений. При таком понимании фитоценоза как системы наличие эдификатора «неизбежно обязательно», так как всегда один из элементов сообщества будет в наибольшей степени оказывать влияние на другие элементы.

Как же рассматривать синузию эдификатора с системных позиций?

А. А. Богданов выделяет два универсальных типа систем — «централистический» и «скелетный». Но так как оба термина можно связать с определенными социальными и биологическими формами, он вводит взамен этих терминов другие — «эгрессия» и «дегрессия». Тот компонент, который имеет преобладающее влияние на другие и как бы выходит из ряда, является по отношению к другим «эгрессивным центром» («эгрессия» в переводе с латинского означает «выхождение из ряда»). В непрерывной цепи перехода от зародышевой эгрессии к высшим ее ступеням эгрессивная разность постепенно возрастает, система все более «централизуется» (Тахтаджян, 1972). С таких позиций эдификатор является несомненно эгрессивным центром, он в той или иной степени (в зависимости от своей эдификаторной способности, от создающейся «эгрессивной разности») централизует растительное сообщество.

Подводя итоги рассмотрению растительного сообщества как системы, можно сказать, что оно является открытой дискретной эгрессивной системой, обладающей невысокой целостностью и ценотической замкнутостью различной степени.

ЛИТЕРАТУРА

Беклемишев В. Н. 1960. Пространственная и функциональная структура популяций. Бюл. МОИП, нов. сер., отд. биол., 2.

Берталанфи Л. фон. 1973. История и статус общей теории систем. В кн.: Системные исследования. Ежегодник. 1973. М.

Блауберг И. В., В. Н. Садовский, Э. Г. Юдин. 1969. Системные исследования и общая теория систем. В кн.: Системные исследования. Ежегодник. 1969. М.

Василевич В. И. 1977. Фитоценотические объекты как системы. В кн.: Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л.

Василевич В. И., В. С. Ипатов. 1969. Некоторые черты структуры надорганизменных системных уровней. Журн. общ. биол., 6.

Веденов М. Ф., В. И. Кремянский. 1969. К анализу общих и биологических принципов самоорганизации. В кн.: Системные исследования. Ежегодник. 1969. М.
Куркин К. А. 1973. Эколого-ценотический режим замкнутости луговых биогеоценозов. В кн.: Проблемы биогеоценологии. М. — 1977. Системный подход в экологическом исследовании. В кн.: Системные исследования. Ежегодник. 1977. М.
Ляпунов А. А., А. А. Титлянова. 1974. Системный подход к изучению обменных процессов в биогеоценозе. Бот. ж., 59, 8.
Мазинг В. В. 1966. Консорции как элементы функциональной структуры биоценозов. Тр. МОИП, 27. — 1973. Что такое структура биогеоценоза. В кн.: Проблемы биогеоценологии. М.
Малиновский А. А. 1970. Теория структур и ее место в системном подходе. В кн.: Системные исследования. Ежегодник. 1970. М.
Мамзин А. С. 1964. Системность живого и соотношение биологического и физико-химического. Вопр. философии, 6.
Норин Б. Н. 1970. О функциональной структуре растительных группировок лесотундры. Бот. ж., 55, 2. — 1979. Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л.
Овчинников Н. Ф. 1969. Структура и симметрия. В кн.: Системные исследования. Ежегодник. 1969. М.
Одум Ю. 1975. Основы экологии. М.
Пачоский И. К. 1921. Основы фитосоциологии. Херсон.
Рапопорт А. 1969. Различные подходы к общей теории систем. В кн.: Системные исследования. Ежегодник. 1969. М.
Рассел Б. 1957. Человеческое познание. Его сфера и границы. М.
Садовский В. Н. 1973. Проблемы общей теории систем как метатеории. В кн.: Системные исследования. Ежегодник. 1973. М.
Свидерский В. И. 1962. О диалектике элементов и структуры в объективном мире и в познании. М.
Сочава В. Б. 1967. Структурно-динамическое ландшафтоведение и географические проблемы будущего. Докл. Инст. геогр. Сибири и Дальнего Востока, 16. — 1978. Введение в учение о геосистемах. Новосибирск.
Старобогатов Я. И. 1970. Системный подход в экологии. В кн.: Системные исследования. Ежегодник. 1970. М.
Тахтаджян А. Л. 1972. Тектология: история и проблемы. В кн.: Системные исследования. Ежегодник. 1971. М.
Фридланд В. М. 1972. Структура почвенного покрова. М.
Хайлов К. М. 1966. Упорядоченность биологических систем. Усп. совр. биологии, 2.
Friederichs K. 1930. Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie. Bd. I. Berlin.
Tischler W. 1951. Die biozönotische Konnex. Biol. Zbl., 70.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 XI 1979.

SUMMARY

The study of a plant community (phytocoenosis) from the points of view of the systems theory resulted in establishing the elements of the community as a system (synusiae — elemental single — stage plant aggregations), its structure (coenfunctional relations of synusiae — competition and environmental formation), the centralizing element of the community (edificative synusia — an egressive centre). A plant community is determined as an open discrete egressive system distinctive for its low integrity and coenotic circularity of different degree.

УДК 582.951

И. Б. Сандина

КРИТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РОДА *SCOPOLIA (SOLANACEAE)*

I. B. SANDINA. A CRITICAL ANALYSIS OF THE GENUS *SCOPOLIA* (*SOLANACEAE*)

Использован метод таксономического анализа рода, предложенный Е. С. Смирновым (1960). С помощью этого метода дан критический анализ рода *Scopolia* Jacq. emend. Semenova. Надвидовые подразделения рода *Scopolia*, рассматриваемые М. Н. Семеновой (1955) как серии *Anisodus* (Dun.) Semenova, *Intermediae* Semenova и *Carniolicae* Semenova, выделяются нами в три самостоятельных рода — *Whitleya* D. Don ex Sweet (*Anisodus* Link et Otto, nom. invalid.), *Atropanthe* Pasch. и *Scopolia* Jacq. s. str.

Несмотря на большое число работ, посвященных изучению видов скополии как лекарственных растений, содержащих тропановые алкалоиды, род *Scopolia* Jacq. остается мало изученным в систематическом отношении. Одной из причин этого является недостаточное знание морфологических признаков его видов.

В основу данной работы положены результаты многолетнего изучения 5 видов рода *Scopolia*: *S. tangutica* Maxim., *S. stramonifolia* (Wall.) Semenova, *S. sinensis* Hemsl., *S. tubiflora* Kreyer, *S. caucasica* Kolesn. ex Kreyer. Материалом для изучения служили живые растения, выращиваемые на Научно-опытной станции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) (ст. Отрадное, Приозерский р-н, Ленинградская обл.). Растения *S. tangutica* и *S. sinensis* были выращены из семян ленинградской репродукции, *S. stramonifolia* — из семян лейденской (Нидерланды) и белградской (Югославия) репродукций. Исходным материалом для изучения *S. caucasica* и *S. tubiflora* послужили живые растения, пересаженные из естественных мест произрастания (Кавказ и Закарпатье), и их семенное потомство. Параллельно с изучением живых растений в работе был использован коллекционный материал, хранящийся в Гербариях БИН (Ленинград), Московского государственного университета, Главного ботанического сада АН СССР (Москва), Всесоюзного института лекарственных растений (Москва) и Львовского государственного университета.

Детальное сравнительное изучение морфологических и биологических особенностей видов рода *Scopolia* выявило значительную неоднородность состава рода по морфологическим признакам вегетативной и репродуктивной сфер и по ряду биологических особенностей. В связи с этим нами и предпринята попытка критического анализа рода *Scopolia*. Остановимся кратко на истории описания рода и отдельных его представителей.

Род *Scopolia* был установлен Жакеном в 1764 г. Номенклатурным типом рода является *S. carniolica* Jacq., собранная впервые на северо-западе Италии врачом и натуралистом Скополи [1] и описанная им (Scopoli, 1760, с. 68) как «Atropa caule herbaceo, foliis ovatis integris, calycibus erectis, fructu capsulari». За 200 с лишним лет, прошедших со времени

[1] В честь его род и получил свое название.

опубликования рода *Scopolia*, к нему было отнесено немногим более 10 видов, причем виды, относимые разными авторами к этому роду, неравнозначны в таксономическом отношении. Одни из них — *S. caucasica*, *S. tubiflora*, *S. japonica* Maxim. и *S. parviflora* (Dunn) Nakai — морфологически очень близки к *S. carniolica* и некоторые из них рассматриваются иногда как синонимы этого вида (Семенова, 1955; Крылова, 1969, и др.). Виды *S. stramonifolia*, *S. tangutica* и *S. sinensis*, наоборот, значительно отличаются от номенклатурного типа рода *Scopolia* и выделяются или в отдельные секции и серии рода, или рассматриваются в качестве представителей самостоятельных родов.

S. stramonifolia была описана неоднократно под разными названиями. Первое описание ее появилось в 1824 г. под названием *Physalis stramonifolia* Wall. Оно было сделано Уолличем (Wallich, 1824) по плодоносящим экземплярам растений, собранным в Гималаях. В 1825 г. этот же вид был опубликован немецкими ботаниками Линком и Отто (Link, Otto, 1825, с. 77, tab. 35) [2] как *Nicandra anomala* Link et Otto. При описании этого вида авторы указывают на сомнительность его родового положения, считая, что он занимает промежуточное место между родами *Nicandra* Adans., *Hyoscyamus* L., *Physalis* L., *Atropa* L. и заслуживает выделения в самостоятельный род с названием *Anisodus luridus*, которое не было ими действительно обнародовано. Это описание было сделано по экземплярам, выращенным в Берлинском ботаническом саду из семян, полученных из Англии, но первоначально собранных в Непале. И, наконец, эти же растения, выращенные в Англии из семян непальской репродукции, были описаны Свитом (Sweet, 1825) как *Whitleya stramonifolia* D. Don ex Sweet.

Дюналь (Dunal, 1852), не признавая родовой самостоятельности растений гималайского происхождения, дал им название *Scopolia lurida* Dun. и выделил этот вид в секцию *Anisodus*. Дюналь широко понимал род *Scopolia*. Он включал в него род *Physochlaina* G. Don и некоторые виды рода *Hyoscyamus*, выделив последние в секцию *Datora*. В обработке Дюналя род *Scopolia* разделен на 4 секции — *Datora* Dun., *Physochlaina* (G. Don) Dun., *Anisodus* Dun. и *Scopolia*. К секции *Scopolia* Дюналь относил один вид *S. carniolica*, представленный несколькими разновидностями, отличающимися формой и окраской венчика.

S. tangutica была описана К. И. Максимовичем в 1881 г. по экземплярам, собранным Н. М. Пржевальским в 1872 и 1880 гг. в Западном Китае (пров. Ганьсу, реки Хуанхэ, Тетунг). Он привел ее отличительные особенности от наиболее близкого вида — *S. stramonifolia*.

Веттштейн (Wettstein, 1891) признавал самостоятельность родов *Scopolia*, *Physochlaina* и *Hyoscyamus* и подчеркивал существенность их различий. Он разделил род *Scopolia* на две секции: *Euscopolia* Wettst. и *Anisodus* Link et Otto ex Dun. В основу подразделения рода на секции им были положены характер отгиба венчика и относительная длина частей плода — чашечки при плоде и коробочки.

Первое описание *S. sinensis* было сделано Хемсли в 1890 г. (Forbes, Hemsley, 1890) по экземплярам, собранным Генри в Центральном Китае в провинциях Хубэй и Сычуань. Оно отличалось краткостью и неполнотой. В распоряжении Хемсли были в основном гербарные экземпляры плодоносящих растений, и только на одном из них имелся цветок. По признанию автора, он не расчленял цветка, желая сохранить его целостность, и, следовательно, мог видеть лишь внешнее его строение. Хемсли считал, что *S. sinensis* наиболее близка к *S. stramonifolia*, но отличается от нее совершенно голой [3] и более короткой (почти наполовину короче венчика) чашечкой, удлиненной формой долей венчика, почти округлой формой чашечки при плодах и сетчато-морщинистыми семенами. Ограниченность

---

[2] По Стафлё (Stafleu, 1967, с. 274), соответствующие страницу и рисунок следует датировать 1825 г., а не 1828 г., как указано на титуле книги.

[3] Указание на совершенно голую чашечку ошибочно, зубцы чашечки густо опушены очень мелкими железистыми волосками.

материала не позволила автору выявить более существенные различия в строении цветка *S. sinensis* по сравнению с другими видами рода *Scopolia*.

Впервые на эти различия обратил внимание Пашер (Pascher, 1909а, б), который признавал самостоятельность двух родов — *Scopolia* и *Anisodus*. Сначала Пашер (Pascher, 1909а) относил *S. sinensis* к роду *Anisodus*, а затем пришел к выводу, что она не подходит ни к одному из известных родов сем. *Solanaceae* и выделил ее в самостоятельный род *Atropanthe* Pasch. с единственным представителем *A. sinensis* (Hemsl.) Pasch. (Pascher, 1909б). Пашер подчеркивал генетическую близость вновь выделенного рода к роду *Atropa*, на что указывает уже само название рода. Он дал подробное и очень точное описание *A. sinensis*, иллюстрируя его рисунком цветка, и привел основные отличительные признаки вновь выделенного рода от других близких родов — *Atropa*, *Anisodus*, *Scopolia*, *Physochlaina*, *Przewalskia* Maxim., *Hyoscyamus*.

В 1909 г. Пашер (Pascher, 1909а) обнародовал еще два новых вида рода *Anisodus* — *A. fischeranus* Pasch. и *A. mariae* Pasch. Виды были описаны по гербарным экземплярам, присланным из Петербургского ботанического сада. Типовой экземпляр *A. fischeranus* был собран с растений, культивируемых в Петербургском ботаническом саду, с указанием на первоначальное место сбора семян — Сикким (Тибет). Изучая этот вид, Пашер обратил внимание на его промежуточное положение между двумя уже известными представителями этого рода — *A. tanguticus* и *A. luridus* — и высказал предположение о гибридогенном происхождении описываемых растений. Однако полноценные пыльцевые зерна и расхождение предполагаемых родительских видов по срокам цветения на несколько недель, по мнению Пашера, свидетельствовали против этого.[4]

Описание *A. mariae* было сделано по гербарному экземпляру, собранному в цветущем состоянии в Восточном Тибете в Та-цзен-лю (15 VII 1894, J. A. Soulie (comm. Vilmorin), N 2102, Herb. hort. Berol.) и первоначально определенному Пашером как *A. tanguticus* var. *umbrellulus* Pasch. По мнению Пашера, *A. mariae* наиболее близок к *A. tanguticus*, особенно по морфологии цветка, но отличается от последнего иным соотношением длины чашечки и венчика (венчик на $^1/_3$ меньше чашечки). От других представителей рода *Anisodus* этот вид отличается удлиненно-продолговатой пластинкой листа и окрыленностью черешка. Позже было установлено, однако, что по морфологии плода этот вид должен быть отнесен к роду *Mandragora* L. и является синонимом *M. caulescens* Clarke (Handel-Mazzetti, 1936).

Последняя обработка рода *Scopolia* выполнена Семеновой (1955). Автор не признала самостоятельности рода *Anisodus*, а факт выделения *Scopolia sinensis* в самостоятельный род *Atropanthe* остался для нее, по-видимому, неизвестным, так как работа Пашера (Pascher, 1909б) с описанием этого рода ею не цитируется. По мнению Семеновой, *Scopolia sinensis* является промежуточным звеном между двумя секциями рода *Scopolia* — *Euscopolia* и *Anisodus*. В связи с этим автор делит виды рода *Scopolia* не на секции, а на три серии: *Carniolicae*, *Anisodus* и *Intermediae*. К первой серии ею отнесены два вида — *S. carniolica* и *S. japonica*. Виды *S. caucasica* и *S. tubiflora* ею не признаны за самостоятельные и отнесены к синонимам *S. carniolica*; *S. parviflora*, распространенная на п-ове Корея, рассматривается как синоним *S. japonica*. Вторая серия — *Anisodus* — в обработке Семеновой включает три вида — *S. stramonifolia*, *S. tangutica* и *S. mariae*.[5] Третья серия — *Intermediae* — имеет единственного представителя — *S. sinensis*.

Основной признак — соотношение длины чашечки и венчика, выбранный Семеновой для подразделения видов рода на серии, с нашей точки

---

[4] Возможность получения гибридных растений между предполагаемыми родительскими видами *A. fischeranus* подтверждена нами экспериментально (Сандина, 1970, 1972).

[5] М. Н. Семенова (1955) указывает, что вопрос о систематическом положении *S. mariae* остается для нее не совсем ясным.



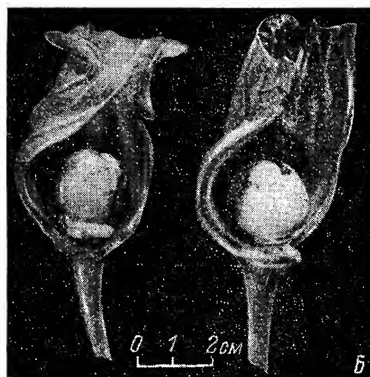


Рис. 1. Плоды *Scopolia tangutica* Maxim.

А — общий вид; *Б* — то же, чашечка частично удалена.

зрения, не является достаточно надежным. Он значительно варьирует у особей одного вида и, кроме того, имеет тенденцию к закономерному изменению в пределах одного монокарпического побега в зависимости от местоположения цветка на побеге.

Род *Scopolia* в объеме, принятом Семеновой (1955), не имеет каких-либо общих признаков, которые бы отграничивали его от других близких родов. Такие признаки, как преимущественно пятимерный цветок (за исключением гинецея, представленного большей частью двумя плодолистиками), верхняя синкарпная двугнездная завязь с многочисленными семяпочками, продольное вскрывание пыльников, кольцевой нектарник в основании завязи и другие, характерны для многих представителей сем. *Solanaceae* и не могут служить таксономическими признаками рода. Кроме того, по ряду признаков, которые используются в систематике пасленовых как таксономические признаки родовой значимости, виды рода *Scopolia* Jacq. emend. Semenova обнаруживают значительную гетерогенность. К числу таких признаков относятся особенности строения плода и характер его вскрывания, структура спермодермы семян, структура поверхности пыльцевых зерен и др.[6]

Считается, например, что для всех видов скополии характерен верхний синкарпный плод — двугнездная коробочка с поперечно-кольцевым типом вскрывания по линии так называемой крышечки так же, как у видов родов *Hyoscyamus* и *Physochlaina*. Такое вскрывание, однако, в типичной форме представлено только у видов серии *Carniolicae*. У остальных видов плоды в период созревания семян обычно совсем не вскрываются и высыпание семян не происходит. И лишь в дальнейшем, по мере высыхания околоплодника, целостность его нарушается. При этом вскрывание обычно бывает неполным или несовершенным

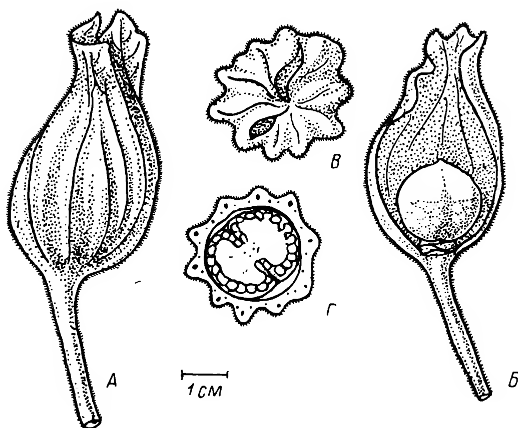


Рис. 2. Плод *Sopolia stramonifolia* (Wall.) Semenova.

А — общий вид, *Б* — часть чашечки удалена, *В* — вид сверху, *Г* — поперечный срез плода.

[6] Отличительные особенности видов по структуре спермодермы семян и пыльцевых зерен будут рассмотрены в отдельной работе.

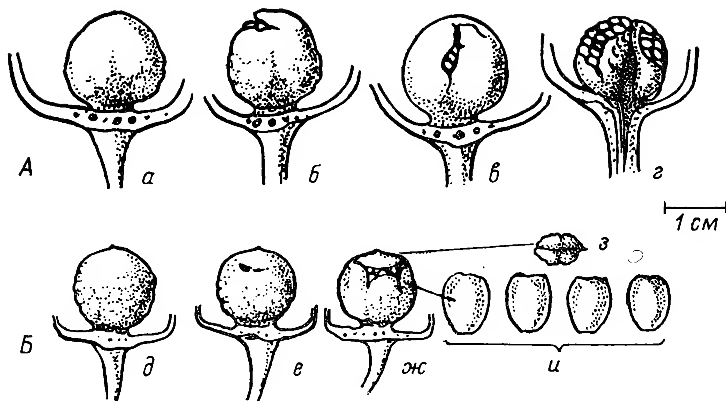


Рис. 3. Несовершенное вскрывание плодов.

А — *Scopolia tangutica*, *Б* — *S. sinensis* Hemsl.
а, *д* — невскрывшиеся коробочки или сухие ягоды; *б*, *е* — несовершенное поперечно-кольцевое вскрывание; *в* — тенденция к септицидному типу вскрывания; *г* — дизъюнкция плода на два многосемянных мерикарпия; *ж* — тенденция к поперечно-кольцевому и септицидно-дорсальному типам вскрывания: при механическом воздействии околоплодник распадается на апикальную часть — склеренхиматическую «крышечку» (*з*) и на четыре овальные боковые части (*и*).

(по терминологии Кадена, 1962) и у разных видов обнаруживаются тенденции к различным типам вскрывания.

У видов серии *Anisodus* плод в период созревания семян имеет вид плотной зеленоватой ягоды с побуревшими остатками полуистлевшего венчика. Чашечка при плоде сильно разросшаяся, ребристая, одревесневающая, не прилегает плотно к плоду, но полностью окружает его и смыкается над ним (рис. 1, 2). По мере высыхания плода околоплодник приобретает бурый цвет и становится очень тонким и хрупким, за исключением структурно обособленной крышечки, которая склерифицируется и приобретает твердую плотную консистенцию. Довольно часто целостность околоплодника нарушается и в нем намечаются трещины, но вскрывание остается неполным или несовершенным. При этом обнаруживаются тенденции к поперечно-кольцевому и сутуральному типам вскрывания, а также намечается дизъюнкция плода — расщепление его по перегородкам на два многосемянных мерикарпия (рис. 3, *а*—*г*).[7] Но даже при нарушении целостности околоплодника высыпание семян не происходит, этому препятствует плотно сомкнутая одревесневшая чашечка. К тому же плоды у видов этой серии сидят на утолщенных крепких плодоножках, ориентированы вертикально вверх и не отделяются от побега. Обсеменение в данном случае возможно только через год или два после созревания семян и опадения побега, когда произойдет естественное разрушение сомкнутых чашечек.

У *S. sinensis* плод — верхняя гемилизикарпная сухая ягода[8] или невскрывающаяся коробочка, полностью заключенная в разросшуюся, но не сомкнутую чашечку (рис. 4). По форме и консистенции чашечка при плодах у этого вида напоминает таковую у представителей рода *Physalis*.

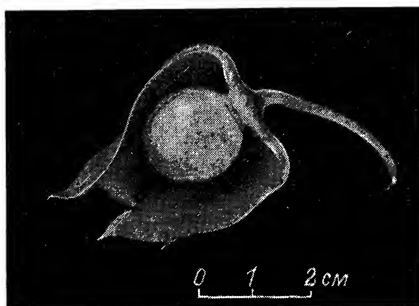


Рис. 4. Плод *Scopolia sinensis*, чашечка частично удалена.

[7] Здесь и далее названия типов вскрывания даны по Н. Н. Кадену (1962).
[8] По мере роста плода перегородки отрываются от стенок перикарпия и плод, развившийся из двугнездной синкарпной завязи, становится одногнездным гемилизикарпным.

Такой тип плода Каден (1947) рассматривает как «плод с оболочкой». Для плода *S. sinensis* характерен лишь один покров, так как венчик опадает сразу после отцветания. В период созревания семян плод скополии китайской имеет вид сначала беловатой, а затем побуревшей суховатой ягоды. Плоды по мере созревания опадают вместе с чашечкой и плодоножкой, но вскрывание плодов не происходит, несмотря на наличие структурно обособленной крышечки. В дальнейшем, по мере высыхания околоплодника, у части плодов обнаруживается тенденция к поперечно-кольцевому и септицидно-дорсальному типам вскрывания (без расщепления перегородок — рис. 3, *д—и*). Эти тенденции проявляются лишь после высыхания околоплодника и лишь у части плодов, а в период созревания все плоды опадают вместе с плодоножками и чашечкой, не вскрываясь.

Невскрывшиеся плоды видов серий *Anisodus* и *Intermediae* можно рассматривать в пределах существующей терминологии и как невскрывшиеся коробочки, и как сухие ягоды. Наличие у этих видов склеренхимы в апикальной части плода еще не является достаточным основанием для отнесения плодов к типу «коробочки». По литературным данным известны многочисленные случаи нахождения подобных рудиментарных структур в виде склереидных конкреций у многих пасленовых, имеющих плод ягоду (Bitter, 1911, 1915; Kaniewski, 1965; Danert, 1969). Г. Биттер обнаружил наличие подобных рудиментов в околоплоднике ягод у представителей родов *Acnistus*, *Bassowia*, *Cyphomandra*, *Dunalia*, *Hebecladus*, *Jachroma*, *Phrodus*, *Physalis*, *Poccilochroma*, *Saracha*, *Solanum* и *Withania*. К. К. Зажурило (1936, 1939) приводит аналогичные случаи для *Phellodendron amurense* Rupr. и *Cucubalis baccifer* L. — единственного вида сем. *Caryophyllaceae*, имеющего плод ягоду.

Виды трех серий рода *Scopolia* четко различаются между собой по степени разрастания и структуре чашечки при плодах. Наиболее сильное разрастание чашечки наблюдается у видов серии *Anisodus*. Структура чашечки у этих видов выявляется особенно отчетливо при хранении плодов, когда происходит естественное разрушение мягких паренхимных тканей чашечки и остается лишь отмацерированная проводящая система, образованная 15 крупными, сильно разросшимися жилками и их многочисленными анастомозами, образующими характерный сетчатый рисунок (рис. 5, *А*). Аналогичная структура чашечки была описана Пашером (Pascher, 1910) для *Przewalskia tangutica* Maxim.

У *S. sinensis* чашечка при плодах округло-вздутая, по форме и консистенции она напоминает чашечку представителей рода *Physalis*. Жилки чашечки в числе 15 расположены почти параллельно, некоторые из них могут раздваиваться или сливаться между собой. Жилки чашечки и поперечные анастомозы между ними образуют очень тонкий, почти нитевидный, слабо рельефный рисунок (рис. 5, *Б*, $Б_1$).

У видов серии *Carniolicae* чашечка при плодах разрастается в меньшей степени, особенно у *S. carniolica* s. str. и *S. tubiflora*, и остается паренхиматозной, число жилок редуцировано до пяти и поперечные анастомозы между ними почти не заметны на поверхности чашечки (рис. 5, *В*, *Г*).

У *S. caucasica* чашечка при плодах более крупная и по краю часто с неравными зубцами листовидной формы (рис. 5, *Г*, *з—к*). У *S. tubiflora* неравнозубчатые чашечки с одним удлиненным зубцом встречаются гораздо реже (рис. 5, *В*, *е*).

Сравнительный анализ видов скополии по морфологическим признакам репродуктивной и вегетативной сфер показал исключительную обособленность положения *S. sinensis* среди других видов рода. Специфичность этого вида выражается в своеобразии признаков цветка и плода (округло-вздутая чашечка во время цветения, продольная изогнутость венчика, характерный сетчатый рисунок адаксиальной стороны венчика, своеобразие окраски и формы пыльников и рыльца, особенности их ориентации в цветке, ориентация цветка и плода по отношению к побегу, гемилизикарпность плода), а также в специфичности признаков вегетативной

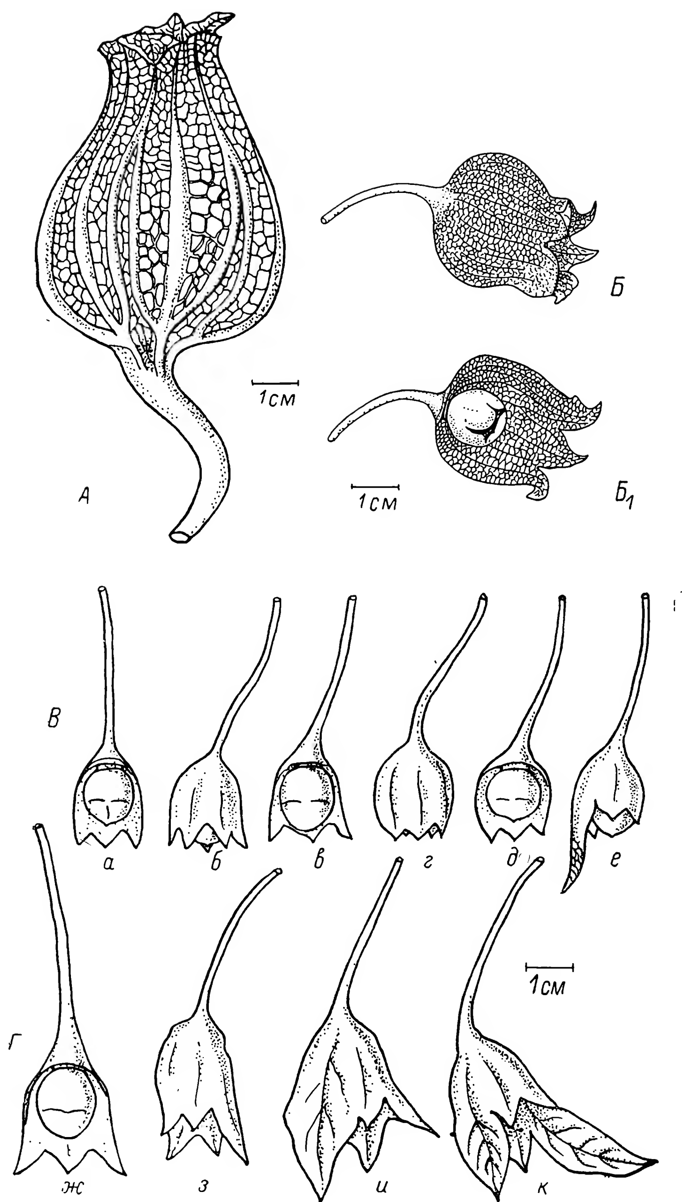


Рис. 5. Характер жилкования чашечки при плодах у видов рода *Scopolia* s. l.

А — *S. tangutica*; *Б* — *S. sinensis*; *Б*₁ — то же, передняя стенка чашечки не нарисована; *В* — *S. tubiflora*; *Г* — *S. caucasica*.
а, *ж* — рисунки сделаны по средним арифметическим размерам отдельных частей плода; *б*—*е*, *з*—*к* отражают индивидуальную изменчивость плодов.

сферы — особенности структуры побегов и подземных органов (Сандина, 1977, 1979).

Для получения показателей сходства и различия видов, объединяемых в род *Scopolia*, мы провели сопоставление качественных признаков изучаемых видов по методу Е. С. Смирнова (1960). Признаки видов представлены в бимодальной форме (табл. 1). Альтернативные состояния признаков отмечены знаками «+» и «—» (произвольно). Степень значимости признака определялась по относительным (удельным) весам [9] совпадающих

[9] Термин «относительный» вес признака предложен В. М. Шмидтом (1962) вместо менее удачного термина «удельный» вес.

ТАБЛИЦА 1

Сравниваемые признаки видов рода *Scopolia* Jacq. s. l.

№ признака	Состояния признаков	
	+	−
1	Цветоножка крепкая, равномерно утолщенная	Цветоножка тонкая, нитевидная
2	Положение цветка наклонное	Цветок, свешивающийся вниз, качающийся
3	После оплодотворения цветок принимает вертикальное положение	Положение цветка после оплодотворения не меняется
4	Чашечка по длине почти равна венчику или немного короче его	Чашечка значительно короче венчика
5	Чашечка в средней части плотно прилегает к венчику	Чашечка вздутая, в средней части не прилегает к венчику
6	Зубцы чашечки по длине обычно равны между собой	Чашечка неравнозубчатая
7	Венчик симметричен	Венчик слегка изогнут вдоль оси
8	Трубка венчика очень короткая	Трубка венчика удлиненная
9	Наличие сетчатого рисунка на адаксальной стороне венчика	Отсутствие сетчатого рисунка внутри венчика
10	Свободные доли венчика треугольно-закругленной или овальной формы	Венчик по краю короткопятизубчатый, контур зубца имеет вид фигурной скобки
11	Отгиб венчика выражен хорошо	Отгиб почти не выражен
12	Венчик неопадающий	Венчик опадающий
13	Тычинки не достигают уровня рыльца	Тычинки при созревании достигают уровня рыльца
14	Пыльники ориентированы параллельно столбику	Пыльники в цветке ориентированы по-разному
15	Тычиночные нити опушены на половину своей длины и более	Тычиночные нити голые или опушены лишь у основания
16	Пыльники соломенно-желтого цвета	Пыльники белые
17	Пестик значительно короче венчика	Пестик равен венчику, экспонирован
18	Пестичный нектарник хорошо развит, лежит открыто	Пестичный нектарник развит слабо, погружен в трубку венчика
19	Завязь и столбик опушены короткими волосками	Завязь и столбик не опушены
20	Рыльце пестика изумрудно-зеленое	Рыльце пестика белое
21	Дистальный придаток тычинки имеет вид небольшого рудимента	Дистальный придаток тычинки редуцирован
22	Ориентация плода вертикальная	Плоды никогда не бывают вертикальной ориентации
23	Плоды горизонтальной ориентации	Плоды, свисающие вниз
24	Плоды неопадающие	Плоды опадающие
25	Плодоножка наиболее утолщена вблизи плода	Плодоножка утолщена равномерно
26	Чашечка при плодах ребристая, одревесневшая	Чашечка при плодах гладкая, не одревесневающая
27	Чашечка при плодах сомкнута	Чашечка при плодах не сомкнута
28	Плод при созревании вскрывается, семена высыпаются	Плод при созревании не вскрывается
29	Перегородка при созревании плода сохраняет свою целостность	Перегородка при созревании плода разрушается
30	Все растение густо опушено ветвистыми покровными волосками	Опушение отсутствует или представлено в основном железистыми волосками
31	Тангентальные стенки клеток спермодермы извилистые	Тангентальные стенки клеток спермодермы прямолинейные или изогнутые
32	Семенная кожура тонкая, но прочная	Семенная кожура толстая, но хрупкая
33	Поверхностный рельеф спермодермы ячеистый	Рельеф спермодермы бугорчатый или извилисто-складчатый
34	Наличие гипокотильных корней у проростков, начиная с недельного возраста	Отсутствие гипокотильных корней у проростков и растений первого года жизни
35	Наличие антоциановой окраски на гипокотиле у проростков	Отсутствие антоциановой окраски на гипокотиле у проростков

№ признака	Состояния признаков	
	+	—
36	Наличие опушения на эпикотиле	Эпикотиль не опушен
37	Система главного корня функционирует в течение всей жизни растения	Система главного корня недолговечна и заменяется системой придаточных корней
38	Наличие на подземных органах корней шнуровидного типа	Отсутствие корней шнуровидного типа
39	Способность растений к образованию корневых отпрысков	Неспособность к образованию корневых отпрысков
40	Способность побегов к опадению (образование отделительного слоя)	Неспособность побегов к опадению (отделительный слой не образуется)

ТАБЛИЦА 2

Распределение и оценка (взвешивание) признаков у видов рода *Scopolia* Jacq. s. l. (по Е. С. Смирнову, 1960)

№ признака	Виды					Типы распределения признаков	W++	W−−
	А	Б	В	Г	Д			
1	+	+	+	—	—	3+, 2—	2/3	3/2
2	+	+	+	—	—	3+, 2—	2/3	3/2
3	+	+	—	—	—	2+, 3—	3/2	2/3
4	+	+	—	—	—	2+, 3—	3/2	2/3
5	+	+	—	+	+	4+, 1—	1/4	4/1
6	—	—	+	+	+	3+, 2—	2/3	3/2
7	+	+	—	+	+	4+, 1—	1/4	4/1
8	+	+	—	+	+	4+, 1—	1/4	4/1
9	—	—	+	—	—	1+, 4—	4/1	1/4
10	+	+	+	—	—	3+, 2—	2/3	3/2
11	+	+	+	+	—	4+, 1—	1/4	4/1
12	+	+	—	—	—	2+, 3—	3/2	2/3
13	+	—	—	—	—	1+, 4—	4/1	1/4
14	+	+	—	+	+	4+, 1—	1/4	4/1
15	+	+	—	+	+	4+, 1—	1/4	4/1
16	+	+	—	+	+	4+, 1—	1/4	4/1
17	+	+	—	+	+	4+, 1—	1/4	4/1
18	+	+	—	—	—	2+, 3—	3/2	2/3
19	+	—	—	—	—	1+, 4—	4/1	1/4
20	+	+	—	+	+	4+, 1—	1/4	4/1
21	+	+	—	+	+	4+, 1—	1/4	4/1
22	+	+	—	—	—	2+, 3—	3/2	2/3
23	—	—	+	—	—	1+, 4—	4/1	1/4
24	+	+	—	—	—	2+, 3—	3/2	2/3
25	+	+	—	+	+	4+, 1—	1/4	4/1
26	+	+	—	—	—	2+, 3—	3/2	2/3
27	+	+	—	—	—	2+, 3—	3/2	2/3
28	—	—	—	+	+	2+, 3—	3/2	2/3
29	+	+	—	+	+	4+, 1—	1/4	4/1
30	—	+	—	—	—	1+, 4—	4/1	1/4
31	+	+	—	—	—	2+, 3—	3/2	2/3
32	+	+	—	—	—	2+, 3—	3/2	2/3
33	—	—	+	+	+	3+, 2—	2/3	3/2
34	—	—	+	+	+	3+, 2—	2/3	3/2
35	+	+	—	+	+	4+, 1—	1/4	4/1
36	—	+	—	—	—	1+, 4—	4/1	1/4
37	+	+	+	—	—	3+, 2—	2/3	3/2
38	+	+	—	+	+	4+, 1—	1/4	4/1
39	—	—	+	—	—	1+, 4—	4/1	1/4
40	+	+	—	+	+	4+, 1—	1/4	4/1

Примечание. Здесь и в табл. 3: А — *Scopolia tangutica*, Б — *S. stramonifolia*, В — *S. sinensis*, Г — *S. caucasica*, Д — *S. tubiflora*. W — относительный вес совпадающих (++) и несовпадающих (——) признаков.

и несовпадающих признаков (табл. 2). Таксономические отношения для каждой пары видов высчитывали по формуле

$$t_{xy}=\frac{1}{n}\sum\omega_i,$$

где t_{xy} — таксономическое отношение или коэффициент, показывающий степень сходства или различия видов x и y; n — число сравниваемых признаков; $\Sigma\omega_i$ — сумма относительных весов совпадающих и несовпадающих признаков. Положительные значения коэффициента t свидетельствуют о сходстве, отрицательные — о различии сравниваемых пар видов, а абсолютная величина указывает на степень этого сходства или различия.

Уже простое сопоставление видов скополии по признакам цветка, плода, побега и подземных органов (см. табл. 1, 2) показывает, что из 35 учтенных признаков [10] *Scopolia sinensis* имеет только 5 признаков (13%), общих с видами серии *Anisodus*, и 13 признаков (37%), общих с видами серии *Carniolicae*, в то время как 17 признаков (50%) являются специфическими, отсутствующими у видов той и другой серий.

Высокий процент специфических признаков у *S. sinensis* не согласуется с представлением о промежуточном положении этого вида в отношении видов серий *Anisodus* и *Carniolicae* и подтверждает мнение Пашера (Pascher, 1909б) о его родовой самостоятельности.

Анализируя общие и отличительные признаки видов трех серий рода *Scopolia* (табл. 1, 2), следует признать, что две крайние серии *Anisodus* и *Carniolicae* имеют большее сходство между собой, чем с промежуточной серией *Intermediae*. Но и серии *Anisodus* и *Carniolicae* четко отличаются друг от друга по признакам цветка — форме венчика, характеру его отгиба, соотношению длины чашечки и венчика, по признакам плода — степени разрастания и смыкания чашечки при плодах, характеру вскрывания плода, ориентации плода по отношению к побегу, а также по характеру поверхности семян и структуре подземных органов.

Анализ табл. 3, в которой сведены таксономические отношения между видами *Scopolia*, убедительно свидетельствует о высокой степени близости видов в пределах каждой из двух серий — *Anisodus* и *Carniolicae* — и о существенности различий видов разных серий. *S. sinensis* не имеет сходства ни с одним из сравниваемых видов. Коэффициент различия между скополией китайской и видами серии *Carniolicae* составляет —0.27 и —0.30. Еще большие различия между этим видом и видами серии *Anisodus* $\alpha t=-0.69$. Виды двух крайних серий также имеют отрицательные таксономические отношения $\alpha t=-0.38$ и —0.40. Интересно сравнить таксономические отношения каждого вида к самому себе, отражающие степень оригинальности вида по отношению к другим сравниваемым видам. Как и следовало ожидать, наиболее высокая степень оригинальности, или специфичности, оказалась у *S. sinensis*, $t=+2$.

Все изложенные выше доводы побуждают нас рассматривать все три серии рода *Scopolia* в качестве самостоятельных родовых категорий. При возвращении серии *Anisodus* статуса рода мы не можем, однако, сохранить

ТАБЛИЦА 3

Таксономические отношения между видами рода *Scopolia* Jacq. s. l.

		А	Б	В	Г	Д
S. tangutica	А	+0.87	+0.57	—0.69	—0.38	—0.40
S. stramonifolia	Б	+0.57	+0.87	—0.69	—0.38	—0.40
S. sinensis	В	—0.69	—0.69	+2.00	—0.27	—0.30
S. caucasica	Г	—0.38	—0.38	—0.27	+0.67	+0.56
S. tubiflora	Д	—0.40	—0.40	—0.30	+0.56	+0.76

[10] Исключены признаки, варьирующие у близких видов в пределах серий.

за ним это же название, так как оно не является действительно обнародованным. Согласно «Международному кодексу ботанической номенклатуры» (1974, с. 39, ст. 34), название не считается действительно обнародованным, если оно не принято автором при его первоначальном обнародовании. В данном случае Линк и Отто (Link, Otto, 1825) не приняли это название, а привели его лишь в примечании на тот случай, если род будет признан как самостоятельный.

Правильным названием рода следует считать название *Whitleya*, опубликованное Свитом (Sweet, 1825) с соблюдением номенклатурных правил, с приведением диагнозов рода и вида.

Таким образом, род *Scopolia* Jacq. emend. Semenova мы подразделяем на три самостоятельных рода: олиготипный род *Whitleya* D. Don ex Sweet (*Anisodus* Link et Otto), представленный двумя близкими, но четко морфологически дифференцированными видами — *W. stramonifolia* D. Don ex Sweet и *W. tangutica* (Maxim.) Sandina comb. nova (*Scopolia tangutica* Maxim. 1881, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 27 : 508); монотипный род *Atropanthe* Pasch. с единственным видом *A. sinensis* (Hemsl.) Pasch. и род *Scopolia* Jacq. s. str., представленный серией морфологически слабо дифференцированных видов — *S. carniolica* Jacq., *S. tubiflora* Kreyer, *S. caucasica* Kolesn. ex Kreyer, *S. japonica* Maxim. и *S. parviflora* (Dunn) Nakai.

Ниже приводим таблицу для определения родов *Scopolia* s. str., *Whitleya* и *Atropanthe*.

1. Цветки на крепких изогнутых цветоножках; чашечка во время цветения не менее $^1/_2$ длины венчика; доли венчика треугольно-закругленной или овальной формы. Плод — сухая ягода или невскрывающаяся коробочка с остатками вскрывающего механизма. Корневая система стержневого типа 2
+ Цветки на тонких нитевидных цветоножках; чашечка во время цветения обычно не превышает $^1/_3$ длины венчика; доли венчика очень короткие, почти не выражены. Плод — типичная коробочка с поперечно-кольцевым типом вскрывания. Корневая система короткокорневищного типа . . . . *Scopolia* s. str.
2. Чашечка и венчик почти одинаковой длины и плотно прилегают друг к другу; венчик неопадающий; пестик значительно короче венчика, прямой; тычиночные нити в бутоне и во время цветения прямые; пыльники ориентированы параллельно столбику. Плод заключен в сомкнутую одревесневающую ребристую чашечку, ориентирован вертикально, не отделяется от побега . . . . *Whitleya*.
+ Чашечка в 2 раза короче венчика, пузыревидно вздутая; венчик опадающий; пестик по длине равен венчику, изогнут; тычиночные нити в бутоне закручены, во время цветения изогнуты, пыльники различной ориентации; плод заключен в пленчатую, не плотно сомкнутую чашечку, при созревании опадает . . . .*Atropanthe*.

В заключение можно сказать следующее. Детальный сравнительный анализ видов рода *Scopolia* Jacq. s. l. с использованием метода таксономических отношений Смирнова (1960) убедительно свидетельствует о гетерогенности данного рода в объеме, принятом Семеновой (1955). Отрицательные значения таксономических отношений при довольно высоких числовых показателях коэффициентов различий свидетельствуют об отсутствии непосредственной генетической связи между тремя сериями рода *Scopolia* и необходимости рассматривать каждую из них в ранге самостоятельной родовой категории. На основании вышесказанного серии рода *Scopolia* Jacq. emend. Sewenova рассматриваются нами как самостоятельные олиго- и монотипные роды *Whitleya* D. Don ex Sweet (*Anisodus* Link et Otto), *Atropanthe* Pasch. и *Scopolia* Jacq. s. str. Это вполне согласуется со взглядами, высказанными ранее Пашером (Pascher, 1909б).

ЛИТЕРАТУРА

З а ж у р и л о К. К. **1936**. Следы эволюции плодов в их анатомическом строении. Тр. Воронеж. гос. унив., 9, бот. отд., 1. — **1939**. Функциональные рудименты в плодах амурского бархата *Phellodendron amurense* Rupr. Тр. Воронеж. гос. унив., 11, бот. отд., 2.

К а д е н Н. Н. **1947**. К вопросу о ложных плодах. Вестн. МГУ, отд. биол., 12. — **1962**. Типы продольного вскрывания плодов. Бот. ж., 47, 4.

К р ы л о в а И. Л. **1969**. Распространение *Scopolia carniolica* Jacq. на Северном Кавказе. Бот. ж., 54, 7.

(М а к с и м о в и ч К. И.) M a x i m o w i c z C. I. **1881**. Diagnoses plantarum novarum asiaticarum. IV. Bull. Acad. Sci. Pétersb., 27 : 508.

М е ж д у н а р о д н ы й кодекс ботанической номенклатуры. **1974**.

С а н д и н а И. Б. **1970**. Межвидовые гибриды скополии тангутской (*Scopolia tangutica* Maxim.) и с. гималайской (*S. stramonifolia* Wall.). Генетика, 8. — **1972**. Получение и характеристика первого поколения межвидовых гибридов скополии тангутской и скополии гималайской. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. V, 16. — **1977**. Особенности строения и формирования подземных органов у видов *Scopolia* Jacq. Бот. ж., 62, 3.—**1979**. Структурные особенности побега у видов *Scopocia* Jacq. (*Solanaceae*). Бот. ж., 64, 6.

С е м е н о в а М. Н. **1955**. Скополия и ее народнохозяйственное значение. Автореф. канд. дис. Бот. инст. АН СССР. Л.

С м и р н о в Е. С. **1960**. Таксономический анализ рода. Ж. общ. биол., 21, 2.

Ш м и д т В. М. **1962**. О методе таксономического анализа Е. С. Смирнова и некоторых возможностях его применения в ботанике. Бот. ж., 47, 11.

B i t t e r G. **1911**. Steinzellkonkretionen im Fruchtfleisch beerentragender Solanaceen und deren systematische Bedeutung. Bot. Jahrb. 45 : 483. — **1915**. Weitere Untersuchungen über das Vorkommen von Steinzellkonkretionen im Fruchtfleisch beerentragender Solanaceen. Abh. Naturw. Ver. Bremen, 23 : 114.

D a n e r t S. **1969**. Über die Entwicklung der Steinzellkonkretionen in der Gattung *Solanum*. Die Kultur pflanze, 17 : 229.

D u n a l M. F. **1852**. *Scopolia* Jacq. In: De C a n d o l l e. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, XIII, 1 : 552.

F o r b e s F., W. H e m s l e y. **1890**. An enumeration of all plants known from China, Proper, Formosa, Hainan, Corea, the Luchu Archipelago and the Island of Hongkong together with Distribution and Synonymy. Part. VIII. J. Linn. Soc. London (Bot.), 26, 174 : 176.

H a n d e l - M a z z e t t i H. **1936**. Symbola Sinica. VII, 4 : 828.

J a c q u i n N. J. **1764**. Observationum botanicarum iconibus ab auctore delineatis illustratarum, I : 32, tab. 20.

K a n i e w s k i K. **1965**. Fruit histogenesis in *Nicandra physaloides* (L.) Gaertn. Bull. Acad. Polon. Sci., ser. sci. biol., 13, 9 : 553.

L i n k J. H. F., Ch. F. O t t o. **1825**. Icones plantarum selectarum horti regii botanici Berolinensis. 77, tab. 35.

P a s c h e r A. **1909a**. Zwei neue Arten der Gattung *Anisodus*. Feddes Repert., 7 : 226. — **1909б**. *Atropanthe*, eine neue Gattung der Solanaceen. Österr. Bot. Zeitschr., 9 : 329. — **1910**. Über Gitterkelche, einen neuen biologischen Kelchtypus der Nachtschattengewächse. Flora (Regensb.), 101 : 273.

S c o p o l i J. A. **1760**. Flora Carniolica : 288.

S t a f l e u Fr. A. **1967**. Taxonomic literatura.

S w e e t R. **1825**. British flower Garden, II, tab. 125.

W a l l i c h N. **1824**. *Physalis stramonifolia*. In: W. R o x b u r g. Flora Indica, II : 242.

W e t t s t e i n R. **1891**. *Scopolia* Jacq. In: A. E n g l e r, K. P r a n t l. Die Natürlichen Pflanzenfamilien, IV, 3b : 16.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 VI 1979.

SUMMARY

The paper presents a critical analysis of the genus *Scopolia* s. l. made on the basis of E. S. Smirnov's method of taxonomic relations (1960). Genus *Scopolia* s. l. is divided into three separate genera: oligotypic genus *Whitleya* D. Don ex Sweet (*Anisodus* Link et Otto), represented by two close, but morphologically clearly differentiated species *W. stramonifolia* D. Don ex Sweet and *W. tangutica* (Maxim.) Sandina comb. nova (*Scopolia tangutica* Maxim. 1881, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 27 : 508); monotypic genus *Atropanthe* Pasch. with a single species *A. sinensis* (Hemsl.) Pasch., and the genus *Scopolia* Jacq. s. str., represented by the series of morphologically slightly differentiated species — *S. carniolica* Jacq., *S. tubiflora* Kreyer, *S. caucasica* Kolesn. ex Kreyer, *S. japonica* Maxim. and *S. parviflora* (Dunn) Nakai.

УДК (581.4+581.84) : 581.44 : 58.04

Н. И. Габараева

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПРОРОСТКОВ *CUCURBITA PEPO* И *HELIANTHUS ANNUUS* ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ N-НИТРОЗОСОЕДИНЕНИЙ И АФЛАТОКСИНОВ В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМОЙ ПАТОЛОГИЧЕСКОГО РОСТА У РАСТЕНИЙ

N. I. GABARAJEVA. MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL MODIFICATIONS OF THE SEEDLINGS OF *CUCURBITA PEPO* AND *HELIANTHUS ANNUUS* AFFECTED BY N-NITROSOCOMPOUNDS AND AFLATOXINES IN RELATION TO THE PROBLEM OF PATHOLOGICAL GROWTH OF PLANTS

Исследовалось влияние на проростки *Cucurbita pepo* и *Helianthus annuus* биологически активных веществ — N-метил-N-нитрозонитрогуанидина (МННГ), N-метил-N-нитрозоанилина (МНА) и афлатоксина B_1. Эти вещества являются сильными мутагенами для растений и животных, а также канцерогенами для животных и человека. В настоящее время они широко распространены в окружающей среде и приобретают роль реального экологического фактора. Под действием этих веществ происходят изменения в тканях проростков: возникают диспропорции роста проростков в целом, подавляется митотическая активность меристем проростка и стимулируется латеральная гипертрофия паренхимы первичной коры и сердцевины. Эти изменения весьма сходны с таковыми, вызванными действием ранее исследованных нами биологически активных веществ. Результаты собственных исследований и анализ литературных данных позволяют сделать вывод о неспецифичности действия на проростки растений различных химических соединений и выявить общие закономерности реакции высших растений на воздействие биологически активных факторов. Наблюдаемая неспецифичность действия на растения различных веществ (в том числе веществ, обладающих канцерогенной активностью в отношении животных) выражается в единообразии тканевых реакций растений. Анализируется литература, посвященная так называемым автономным опухолям растений — корончатым галлам, и обсуждается правомерность аналогий между опухолями растений и животных. На основании анализа собственных и литературных данных по вопросам патологического роста у растений дискутируется правомерность использования растительных объектов как моделей для изучения злокачественного роста.

Цель настоящей работы — подвести итог серии собственных исследований и проанализировать ряд литературных данных, посвященных влиянию биологически активных веществ на растения. Ранее было исследовано влияние на проростки *Cucurbita pepo* L. и *Helianthus annuus* L. N-нитрозо-N-метилмочевины (Слепян, Габараева, 1975), аурамина-00 (Габараева, Слепян, 1975), диэтилнитрозамина и N-нитрозо-N-этилмочевины (Габараева, Ландсберг, 1978). В данной работе исследовалось воздействие N-нитрозо-N-метилнитрогуанидина (МННГ), N-метил-N-нитрозоанилина (МНА), афлатоксина B_1, а также хлористого натрия на проростки *Cucurbita pepo* и *Helianthus annuus*. Эти вещества (за исключением NaCl) являются мутагенами и супермутагенами для растений, канцерогенами для животных и человека и будучи отходами многих отраслей промышленности активно загрязняют окружающую среду. По данным Интернационального агентства по исследованию рака (IARC, 1978), содержание в воздухе и в воде канцерогенов N-нитрозосоединений (НС) неуклонно повышается. Так, например, в районе Балтиморы в США содержание диэтил-

нитрозамина (ДЭНА) в воздухе достигает 200 нг/м^3, диметилнитрозамина (ДМНА) — 6000 нг/м^3, ДЭНА в питьевой воде — 0.01 мкг/л, ДМНА в дренажных канавах — 6 мкг/л, а в отработанных водах фабрик — 0.2—5.0 мкг/л. Кроме того, ДМНА был обнаружен в гербицидных смесях в количестве 300 мкг/л. N-НС находят не только вблизи объектов их производства, но и в средах, содержащих их предшественников. Так, в парогазовых смесях диметиламина синтезируется ДМНА (Линдсберг и др., 1978). Кроме того, и это особенно важно, в последние годы была показана принципиальная возможность синтеза в почве НС из присутствующих в ней нитритов и нитратов под влиянием почвенных микроорганизмов (Власенко и др., 1978). Последний факт особенно настораживает в связи с большим количеством минеральных удобрений (в том числе нитритов и нитратов), вносимых в почву. Учитывая приведенные факты, следует еще раз подчеркнуть, что НС в настоящее время приобрели роль реального экологического фактора.

Выяснению влияния биологически активных веществ на растения посвящены многочисленные исследования, проводимые с различными целями. При постановке собственного экспериментального исследования мы наметили решение трех задач.

1. Исследовать воздействие ряда биологически активных веществ — загрязнителей среды (МННГ, МНА и афлатоксина B_1) на проростки растений (на примере *Cucurbita pepo* и *Helianthus annuus*) на морфолого-анатомическом уровне.

2. По результатам собственных исследований и по литературным данным выяснить общие закономерности реакции проростков растений на воздействие биологически активных веществ.

3. Учитывая, что вещества, используемые нами в исследовании, обладают сильной канцерогенной активностью для животных и человека, рассмотреть вопрос о возможности использования растительных объектов как модели для изучения опухолевого роста у животных.

Методика исследования

Подробно методика исследования описана ранее (Слепян, Габараева, 1975; Габараева, Ландсберг, 1978) и сводится к использованию способности нитрозосоединений, к которым относятся МННГ и МНА, хорошо растворяться в воде, что позволяет вводить эти вещества в различных концентрациях в агар-агар перед его застыванием и затем проращивать семена растений на агаре в асептических условиях, в термостатах при температуре 24° С в темноте. Афлатоксин B_1, не растворимый в воде, растворяли предварительно в минимальном количестве хлороформа, а затем вводили в агар-агар, добавляя то же количество хлороформа в агар для контрольных растений. Фиксация тканей проводилась смесью Навашина, окраска препаратов — по Маллори.

Результаты исследования и их обсуждение

Мутагенное действие НС используется в селекции растений для получения сортов с ценными свойствами («Супермутагены», 1966); при этом встает вопрос о способах снижения общего повреждающего действия, которое имеет место при обработке семян НС (Сальникова, Доемайлова и др., 1974; Сальникова, Кеслер и др., 1974).

Мутагенное действие МННГ используется для получения положительных штаммов бактерии *Propionibacterium shermanii* — продуцентов витамина B_{12}. В то же время МННГ обладает канцерогенной активностью, вызывая опухоли желудочно-кишечного тракта у млекопитающих (Шеренешева, 1978).

В наших опытах исследовалось влияние МННГ в нескольких концентрациях на проростки *Cucurbita pepo* и *Helianthus annuus*. При сравнении общего вида 7-дневного проростка *H. annuus*, выросшего на среде, содер-

жащей МННГ в концентрации 0.001%, с контролем (рис. 1, *1* и 3, *1* — см. вклейки), видно, что гипокотиль проростка в опыте значительно короче, главный корень слабо развит и лишен боковых корней, придаточные корни появляются, но сильно укорочены. Гистологическая картина нарушений дана на рис. 1, *2*. При увеличении концентрации МННГ до 0.005% на продольном срезе оси корень—гипокотиль хорошо заметны сильное сокращение зоны главного корня, развитие которого рано останавливается, полное отсутствие боковых и придаточных корней, гипертрофия клеток паренхимы сердцевины и первичной коры гипокотиля, приводящая к нарушению целостности ткани (рис. 1, *3*). Влияние МННГ на проростки *C. pepo* очень сходно, но проявляется при более высоких его концентрациях. Так, при концентрации 0.01% проросток имеет укороченный (рис. 1, *4*) по сравнению с контролем (рис. 4, *1* — см. вклейку) гипокотиль, короткие главный и придаточные корни, боковых корней нет. Несмотря на сильное недоразвитие корневой системы, в гипокотиле 10-дневного проростка видны функционирующий камбий и развитые сосуды метаксилемы (рис. 1, *5*). При концентрации МННГ 0.05% на коротком толстом гипокотиле проростка *C. pepo* заметен крошечный корень, прекративший свое развитие, придаточные и боковые корни полностью отсутствуют (рис. 2, *4* — см. вклейку). На продольном срезе хорошо видны дегенерация главного корня и консервация зачатков придаточных корней (рис. 2, *5*).

При действии другого нитрозосоединения — МНА — в концентрации 0.01% на проростки *H. annuus* ось корень—гипокотиль, сильно укороченная и утолщенная (рис. 3, *2*) по сравнению с контролем (рис. 3, *1*). была полностью лишена боковых и придаточных корней. На продольном срезе через ось корень—гипокотиль 3-дневного проростка видны недоразвитый главный корень и беспорядочно расположенные зачатки адвентивных корней (рис. 3, *3*). При более сильном увеличении в зоне образования придаточных корней у 3-дневного проростка *H. annuus* в контроле видны нормально развитые зачатки придаточных корней (рис. 3, *4*), а у опытных проростков нормальное развитие зачатков нарушено (рис. 3, *5*). При действии МНА этой же концентрации у проростков *C. pepo* образуются четко выраженные шаровидные разрастания основания гипокотиля (рис. 4, *2*), которые напоминают новообразования, возникающие у проростков под действием ДЭНА и N-нитрозо-N-этилмочевины (Габараева, Ландсберг, 1978). Как в случае влияния ДЭНА и N-нитрозо-N-этилмочевины, разрастание возникает в результате усиления процесса латеральной гипертрофии клеток паренхимы первичной коры и сердцевины в основании гипокотиля — в зоне, для которой процесс гипертрофии характерен в норме при возникновении особого органа тыквенных — пятки. Главный и боковые корни не развиваются, зачатки придаточных корней у 7-дневного проростка едва прорываются сквозь ткани (рис. 4, *3*), но в таких зачаточных корнях наблюдаются вполне развитые сосуды метаксилемы (рис. 4, *4*); они столь же развиты, как и сосуды придаточных корней контрольного растения.

Исследование действия афлатоксина B_1 на проростки растений представляет особый интерес, так как это одно из немногих известных веществ растительного происхождения, обладающее канцерогенным эффектом при очень низких концентрациях. Афлатоксины вызывают злокачественные опухоли печени у утят, цыплят, крыс, свиней и обезьян и могут попадать в организм этих животных вместе с непроверенными на наличие афлатоксинов зерновыми кормами (Phelps, 1967). Влияние на растения этой интересной группы веществ уже исследовалось рядом ученых. Выяснено, что действие смеси афлатоксинов на растущие части *Carallumа frerei* вызывает остановку роста и гибель верхушечных листьев и флоральных почек (Reiss, 1969). Никаких патологических новообразований при этом не наблюдалось, т. е. в данном случае афлатоксины оказывали неспецифическое токсическое действие.

В наших опытах использовался очищенный афлатоксин B_1 в концентрации 0.0006 и 0.0012%. 11-дневные проростки *C. pepo*, подвергшиеся

действию афлатоксина B_1, имеют сильно укороченный и утолщенный гипокотиль по сравнению с контролем (рис. 2, *1* и 4, *1*), недоразвитые придаточные корни, и у них полностью отсутствуют боковые корни. Это подтверждается и гистологической картиной изменений, видных на продольном срезе (рис. 2, *2*). Главный корень недоразвит, зачатки боковых корней отсутствуют, паренхима коры и сердцевины гипертрофирована в латеральном направлении, а зачатки придаточных корней не развиты (рис. 2, *3*). Таким образом, афлатоксин B_1 действует на проростки неспецифично подобно многим другим веществам. Интересно отметить, что у 11-дневных проростков, сильно заторможенных в росте под действием афлатоксина B_1, есть вполне сформированный лист (рис. 2, *1*). Хотя у контрольных проростков имеется к этому времени уже три крупных сформированных листа, следует отметить, что почечка проростка, несколько отставая в развитии от почечки контрольных растений, все же подвергается повреждающему действию афлатоксина в меньшей степени, чем другие органы проростка. Это явление наблюдалось нами и при воздействии других биологически активных веществ на проростки.

Анализируя характерные особенности ответных реакций проростков исследованных растений на воздействие апробированных нами биологически активных веществ, нельзя не заметить единообразия этих реакций. Лишь на внешнеморфологическом уровне наблюдается более или менее четкое отличие в реагировании проростков на различные вещества, выражающееся в характерной форме разрастаний, иногда — в их локализации, а также в степени подавления роста тех или иных органов проростка. На гистологическом уровне эти различия в значительной степени нивелируются. При этом явно прослеживается следующая закономерность: патологические изменения, происходящие в проростках, зависят не столько от структуры воздействующего вещества, сколько от его концентрации. Это указывает на то, что исследованные вещества влияют на проростки неспецифично, оказывая общее повреждающее воздействие. Чтобы продемонстрировать степень неспецифичности действия НС на проростки, мы выбрали в качестве реагента заведомо неканцерогенное вещество — NaCl. Нашей задачей было подобрать такую концентрацию соли, при которой она будет оказывать общее повреждающее воздействие на проростки. Действительно, при высокой концентрации NaCl (1.0%) она оказывает неспецифическое повреждающее действие на проростки *C. pepo* (рис. 4, *5*)— вызывает укорочение и утолщение гипокотиля, подавляет развитие боковых корней и способствует гипертрофии паренхимы сердцевины и коры (рис. 4, *6*).

Явление неспецифического повреждающего действия канцерогенных НС прослеживается и в опытах на животных. Проводились работы по изучению соотношения канцерогенного и токсического действия ДЭНА (Эльвест, 1978). При введении мышам высоких доз ДЭНА у них преобладало токсическое действие канцерогенного фактора. На этом же явлении неспецифического действия биологически активных веществ основаны работы по апробации на растениях противоопухолевых препаратов, используемых в онкологии. Например, нанесение 0.03% раствора N-нитрозо-N-метилмочевины на опухолевую ткань томатов, рост которой был индуцирован *Agrobacterium tumefaciens*, приводит к полной регрессии опухоли (Зоз и др., 1978). Мы считаем, что противоопухолевый препарат в опытах на растениях, так же как и в онкологической практике, действует неспецифично, оказывая токсическое действие на организм в целом и особенно на развивающиеся ткани опухоли.

Еще одним доказательством неспецифичности действия биологически активных веществ, взятых в широком спектре концентраций, являются результаты работ по воздействию малых доз канцерогенных веществ на растения и животных. Так, N-нитрозо-N-диметилмочевина в малых дозах (порядка мкг/кг) вызывает повышение резистентности организма к воздействию стресса (Шангин-Березовский, 1978). При этом некие средние концентрации того же самого вещества являются канцерогенными для

животных, а высокие дозы будут подавлять процессы роста и развития, действуя токсически на организм в целом.

При анализе литературы, посвященной влиянию различных биологически активных веществ на растения, заметно некоторое единообразие полученных разными учеными результатов. Реакция растений следующая: рост органов растения (корень, гипокотиль), как правило, замедлен, процесс образования боковых корней подавлен, у многих растений наблюдается утолщение междоузлий, кончиков корней, разрастание гипокотиля (Lazànyi et al., 1961; Dubuc-Lebreux, Vieth, 1971; Henry, 1973; Rizk, 1973; Mercado, Talatala, 1974). Этим внешнеморфологическим изменениям соответствуют на гистологическом уровне гипертрофия клеток, ингибирование уровня митотической активности, усиление дифференциации проводящих элементов ксилемы, атрофия и пикноз ядер; гораздо реже встречается пролиферативная реакция (Gaspar et al., 1969). Такие изменения были вызваны у растений действием самых разнообразных веществ: гербицидов из группы нитроанилинов, 2, 4-D, сульфамидов, метилбутанола, изопропанола, октина, морфактинов, колхицина.

В наших исследованиях, хотя мы работали с совсем другой группой веществ, наблюдаются те же тканевые и организменные реакции: общее угнетение роста проростка в целом, подавление роста главного корня, угнетение роста боковых и придаточных корней, замедление развития почечки, снижение митотической активности апикальных меристем, гипертрофия клеток сердцевины и первичной коры гипокотиля, некоторое усиление дифференциации элементов проводящей системы, редко — ограниченная пролиферативная реакция, сопровождающаяся образованием комплексов клеток в разных направлениях (Габараева, Слепян, 1975). Такие комплексы клеток характерны и для тканей, развивающихся без искусственных воздействий извне: апексов побегов, зачатков листьев, гипокотиля, корня (Лодкина, 1966; Лодкина и др., 1971). Интересно, что эти же реакции наблюдаются у растений томатов при дефиците бора в среде (Kouchi, Kumazawa, 1975, 1976).

Все эти факты убедительно свидетельствуют о реально существующем единообразии реакций растений на воздействие различных биологически активных веществ. Следует отметить, что сходные реакции проявляются у растений не только под действием химических агентов, но и под влиянием физических факторов — например, рентгеновых лучей (Иванов, 1974). Таким образом, наблюдается определенная неспецифичность в реагировании растительных организмов на повреждающие факторы.

Вещества, с которыми мы работали, обладают канцерогенной активностью в отношении человека и животных. Вопрос о том, могут ли растения быть модельными объектами для изучения злокачественного роста, возник давно в связи с общностью черт корончатогалловых опухолей растений и опухолей животных (Smith, 1916а, б, 1917). Он разрабатывался многими исследователями и не снят до сих пор. Для того чтобы ответить на этот вопрос, нужно вначале четко установить, какие именно реакции растительных организмов и на каком основании мы будем расценивать как аналогичные процессу малигнизации у животных. Корончатые галлы рассматривались как доказательство существования растительного рака из-за их способностей образовывать стерильные, лишенные возбудителя пролиферативные очаги, расположенные на некотором расстоянии от первоначального очага и потому сравниваемые с метастазами у животных, и образовывать очаг пролиферации после введения в культуру ткани in vitro и последующем прививании на интактное растение. Положение о гомологии между корончатыми галлами и опухолями животных выдвинули E. F. Smith (1916а, б, 1926) и позже — J. Magrou (1925). В начале XX в. ни один защитник паразитарной теории рака не привлек к себе такого внимания, как Смит и его коллеги (Smith, Townsend, 1907; Smith et al., 1912). Для патологов животных открытие паразитических организмов, вызывающих клеточную пролиферацию у растений, явилось очень важным, так как в то время не умели экспериментально вызывать ни

доброкачественные, ни злокачественные опухоли у животных. Растительные опухоли не были, однако, единодушно признаны патологами и клиницистами как раковые. Проводя аналогию между корончатыми галлами и раком, можно сказать, что реакция тканей при образовании корончатых галлов напоминает скорее воспалительный процесс при инфекционных заболеваниях животных.

Быстро растущая автономная клетка представляет собой биологическую систему с высокой способностью к пролиферации. Если в нормальной клетке совокупность обменных реакций обеспечивает выполнение специфической функции, то в опухолевой клетке все процессы обмена направлены на обеспечение быстрого роста и деления. Однако при нормальной регенерации клетки растений и животных могут делиться гораздо быстрее, чем опухолевые. Разница в том, что регенерация идет под контролем организма, а рост опухолевых клеток автономен.

Браун и Вуд (1964), проведя серию блестящих опытов по изучению физиологии корончатых галлов и их возбудителей, отмечают, что клетки корончатогалловой опухоли приобретают способность к синтезу ауксинов и кининов в больших количествах и тем самым становятся в своем росте не зависимыми от организма. Опухолевая клетка менее прихотлива, чем нормальная, и способна синтезировать из минеральных солей и сахарозы все питательные вещества, в том числе нуклеиновые кислоты и белки, необходимые для деления, т. е. клетка как бы возвращается на ступень метаболизма, свойственную одноклеточным свободноживущим организмам.

P. P. White (1968), много и плодотворно занимавшийся этим вопросом, также подчеркивает, что вторичные корончатые опухоли и опухолевые ткани гибридов табака будучи введены в культуру in vitro не нуждаются в ауксинах. Он доказывал, что выработка ауксинов и опухолеобразование — связанные явления. Хорошо согласуется с этими представлениями так называемое явление привыкания, открытое R. Gautherét (1950) и заключающееся в том, что ткани, культивируемые в культуре in vitro и первоначально нуждающиеся в богатых питательных средах, в ходе пассирования становятся автотрофами и их рост перестает зависеть от наличия в среде многих питательных веществ. White (1968) отмечает одно очень важное обстоятельство: клетки корончатых галлов постепенно изменяются при приобретении автотрофности. Известно, что клетки животных и человека в ходе опухолевой трансформации также испытывают постепенные, ступенчатые изменения.

Однако у некоторых исследователей возникло критическое отношение к правомерности аналогии между корончатогалловыми опухолями и опухолями животных (Buvat, 1944—1945; Noel, 1946). Это мнение активно оспаривал также и M. Levine (1947, с. 119): «Патологический рост корончатых галлов не является злокачественной болезнью той же категории, что и индуцированный или спонтанный неопластический рост животных и человека». Кроме способности корончатых галлов к перевиваемости и образованию стерильных очагов пролиферации, сторонники гомологии между этими галлами и злокачественными опухолями животных называют способность к неограниченной пролиферации клеток опухоли и возникновение кахексии при опухолеобразовании у растительных и животных организмов.

R. Garrigues (1951) проводит подробное сравнение опухолей обоих типов по всем перечисленным признакам. И те, и другие опухоли берут свое начало от небольшого числа трансформированных клеток, приобретших свойство постоянно делиться. Но у растений латентный период перед началом пролиферации короткий — от нескольких дней до недели, тогда как у животных он может длиться годами. Опухолевые клетки делятся быстро в обоих случаях, но у животных они пролиферируют вплоть до момента смерти организма, тогда как корончатая опухоль прекращает свой рост через несколько месяцев после возникновения или раньше, после чего она некротируется. «Это прекращение роста происходит даже на вегетирующем растении и никак не связано с недостатком притекающих пи-

тательных веществ» (Garrigues, op. cit., p. 335). По Levine (1936a, 1947), корончатые галлы проходят период роста, период созревания и, наконец, период старения и некротизации, т. е. корончатогалловая опухоль рассматривается как классический галл. Иными словами, рост корончатых галлов не является неопределенным и неограниченным, тогда как существенным, угрожающим элементом опухолей животных являются безостановочно пролиферирующие путем нормального митоза клетки. Атипические клетки, образующиеся в результате нарушений митоза, теряют способность нормально размножаться, вскоре прекращают делиться и не являются опасными.

Клетки животных инфильтрируют в окружающие ткани и дают там начало новой опухоли, т. е. при метастазировании именно клетки распространяются по организму. Корончатые опухоли не проявляют клеточной инфильтрации или каких-либо перемещений клеток, что невозможно вследствие их строения, особенностей роста и развития растений. Garrigues (1951) отмечает, что в его экспериментах вторичные корончатые галлы образовывались лишь в тех случаях, когда инокуляция бактерий производилась в зону активного роста. В этих местах, где идут активные клеточные деления и формообразовательные движения, может происходить раздвигание тканей опухоли, в результате чего становится возможной изоляция участка опухолевой ткани. Таким образом, метастазы при корончатогалловой болезни плохо сопоставимы с таковыми при раке.

Безостановочная пролиферация раковых клеток и метастазирование приводят к общему изнурению организма — кахексии, от которой собственно и погибает организм, тогда как растение, несущее корончатые опухоли, даже больших размеров, продолжает вегетировать. Больные растения будучи помещены в хорошие условия продолжают нормально расти, образовывать листья и цветки.

Опухоли животных способны к перевиванию после пассирования в культуре тканей in vitro. Вторичные стерильные корончатые галлы после пассирования в культуре удается перевить на растения, и клетки при этом сохраняют способность делиться, но их пролиферация остается ограниченной: в конце концов опухоль замедляет рост и постепенно некротируется. «Псевдомутация растительной клетки есть своего рода временное митотическое перевозбуждение. Как бы там ни было, клетка корончатой опухоли и раковая клетка физиологически различны. Можно сравнить явление привыкания, открытое Готре, и трансформацию клеток в корончатых опухолях. Это удаляет клетки корончатых опухолей от раковых, для которых признано наличие определенной мутации: состояния постоянного митотического возбуждения» (Garrigues, 1951, p. 336—337).

Итак, все эти аналогии поверхностны и параллелизм не абсолютен. Общее сходство между двумя процессами, бесспорно, есть — в обоих случаях речь идет об очень близких неопластических образованиях. Скорее всего, процесс при корончатогалловой болезни не может быть столь же агрессивным, как при раке, вследствие особенностей структуры самого растения: локального расположения меристематических зон, трудности дедифференциации растительных клеток, крайней ограниченности скользящего роста, отсутствия у растительных организмов таких мощных координирующих систем, как кровеносная и лимфатическая. В связи с этим становится особенно ясно, что такие заболевания, как рак, могут иметь место только у животных организмов, к которым приложимо понятие истинного индивида. «У подвижных животных дифференциация целого и специализация ведут к соподчинению частей, к их интеграции, благодаря которой все органы животного образуют единую замкнутую систему» (Тахтаджян, 1945, с. 74). Именно эта узкая специализация органов животного, с одной стороны, и интеграция, целостность всего организма — с другой, являются теми необходимыми и достаточными условиями, при которых организм может погибнуть от злокачественной опухоли. Относительная автономность морфогенеза органов растения, а также потенциальная способность многих частей образовывать новое целое лишают нас воз-

можности в принципе ожидать в мире растений явления, аналогичного раку.

Учитывая все вышеизложенное, a priori не следует предполагать у растений при воздействии канцерогенных веществ совокупности реакций, существенно сходных с таковыми при экспериментальном канцерогенезе у животных. Однако некоторые исследователи видят много общего между неоплазмами растений и животных и потому склонны ожидать общности их реакций при экспериментальном канцерогенезе.

Под воздействием каменноугольного гидрона у растений наблюдали хромосомные и ядерные аномалии (Komuro, 1931; Kostoff, Kendall, 1933), причем та же реакция отмечена у растений под действием ультрафиолетовых лучей (Mottram, 1934), т. е. реакции были явно неспецифичны. Используя дибензантрацен (ДБА), Levine (1934) получил у растений клещевины слабую пролиферативную реакцию ткани сердцевины и отметил, что эти реакции были гораздо более слабыми, чем при корончатогалловой болезни, и совсем не похожи на злокачественные неоплазмы животных. Попытки воздействовать на клещевину и подсолнечник метилхолантреном (МХ) и бензпиреном (БП) приводили иногда к слабой пролиферации, наблюдаемой всегда рядом с поранением; у *Pelargonium zonale* МХ вызывал гиперплазию камбия, но в большинстве опытов никакого патологического роста не возникало (Levine, 1936б; Levine, Bergmann, 1936; Bernfeld, 1950). При действии БП иногда наблюдали слабую гиперплазию: беловатые высыпания, состоящие из блестящих эпидермальных клеток у подсолнечника (Berthelot, Amoureux, 1937), и бородавчатые разрастания и усиленное развитие элементов ксилемы и флоэмы у *Solanum lycopersicum* (Kisser, 1939). Авторы делают вывод о неспецифичности действия канцерогенов, которые лишь замедляют или ускоряют существующие процессы. Канцерогены — стерил-430, ДБА, МХ, БП и орто-аминоазотолуол (о-ААТ) — при действии на дрожжевые грибы вызывают мутагенный эффект (Pourbaix, 1937; Goldstein, 1937; C. Dodge, B. Dodge, 1937; Cook at al., 1938; Meissel, 1944). Garrigues (1951) провел целую серию экспериментов по воздействию канцерогенных полициклических углеводородов на *Pelargonium zonale*, *Pisum sativum* и *Ricinus communis*. Действие МХ и БП в многочисленных вариантах опытов приводило к некрозам растительной ткани и угнетению развития органов растений, лишь инъецирование МХ в междоузлие клещевины вызывало ограниченную пролиферацию в медуллярной полости, при этом пролиферирующие клетки в конце концов дифференцировались и претерпевали гипертрофию, формируя упорядоченную анатомическую структуру. Автор отмечает, что под действием канцерогенов наблюдалась классическая травматическая реакция. В более поздней работе Garrigues (1971) исследовал воздействие на проростки гороха водорастворимого N-нитрозо-N-метиланилина (МНА). Канцероген накапывали на поверхность среза декапитированного проростка. Наблюдалась гипертрофическая и слабая пролиферативная реакция. Гипертрофия клеток различных тканей проростков ряда цветковых растений возникала под действием аурамина-00 (Слепян, Котин, 1971).

Э. И. Слепян посвятил обоснованию важности исследования воздействия канцерогенных веществ на растения много теоретических работ. Вкратце точка зрения автора сводится к следующему: канцерогенные вещества даже в опытах на животных не всегда реализуют свои канцерогенные свойства — результат их действия зависит от вида животного, его возраста, способа и места введения вещества, дозы, момента наибольшей онтогенетической уязвимости, присутствия коканцерогена и многих других факторов. При отсутствии необходимых условий канцероген может вызывать не канцерогенез, а тератогенез, токсикогенез, мутагенез, биологическую стимуляцию и т. д. (Слепян, 1979). На этом основании автор считает, что если до сих пор у растений под действием канцерогенных веществ не получена стойкая пролиферативная реакция, то это есть следствие отсутствия вышеназванных условий и потому следует активизировать исследования в этом направлении, расширяя круг опытных видов растений,

канцерогенных веществ и варьировать параметры. Исходя из соображений, изложенных выше, мы не можем согласиться с этой точкой зрения и считаем, что неоправданно ожидать у растительных организмов под действием канцерогенов стойкой пролиферации и тем более совокупности процессов, сходных с таковыми при малигнизации у животных. По крайней мере до сих пор не получено результатов, дающих основание для подобных предположений.

Из анализа работ, посвященных исследованию воздействия канцерогенных веществ на растения, в основном полициклических углеводородов, следует, что каким бы способом они ни вносились в растение, на какие бы ткани или органы ни действовали, они не вызывают никаких специфических реакций. Наблюдаются некрозы, гипертрофия клеток, усиление дифференциации различных тканей и редко — ограниченная пролиферация, которая вскоре приостанавливается. Как было описано выше, те же тканевые реакции проявлялись и в наших опытах с канцерогенными нитрозосоединениями, хотя нам и удалось получить отчетливые опухолеподобные разрастания. Онкологи определяют сущность злокачественного роста как «плюс пролиферация — минус дифференциация», в то время как описанные нами реакции противоположны и сводятся к задержке пролиферации и ускорению дифференциации.

Подводя итог собственным, а также другим исследованиям, можно сделать следующие выводы.

1. Изучение влияния биологически активных N-нитрозосоединений, являющихся загрязнителями окружающей среды, на проростки *Cucurbita pepo* и *Helianthus annuus* выявило следующие особенности их действия:

а) подавление роста органов проростков происходит пропорционально применяемой концентрации биологически активного вещества (в изученных пределах);

б) опухолевидные разрастания органов проростков формируются в результате процессов патологической гипертрофии клеток коровой паренхимы и сердцевины гипокотиля или мезофилла семядоли и иногда в результате ограниченной пролиферации;

в) величина разрастания обратно пропорциональна применяемой концентрации вещества;

г) подавляется митотическая активность меристем проростка: в наибольшей степени поражается меристема главного корня, перицикл — в меньшей степени, меристема почечки — еще меньше, что связано с постепенным вступлением этих меристем в активное состояние;

д) параллельно с торможением роста проростков наблюдается ускорение темпов дифференциации, что связано с проявлением известной зависимости между степенью активности меристемы и близостью к ней первых дифференцированных элементов.

2. N-нитрозосоединения и другие вещества, обладающие канцерогенной активностью, действуют на растения неспецифично, вызывая тератогенез. Обращает на себя внимание тот факт, что ответные реакции клеток и тканей растений на различные химические и физические агенты очень сходны, что придает неспецифичности их реакций некую универсальность. Поскольку действие канцерогенов на растения неспецифично и не имеет важнейших принципиальных общих черт с их действием на животные организмы, растения не могут быть использованы как модели в экспериментальном канцерогенезе.

3. Мы считаем, что растительные объекты не могут использоваться как модели для изучения злокачественного роста вследствие некоторых принципиальных различий между растениями и животными. Однако исследование интереснейшей болезни растений — корончатогалловых опухолей — является чрезвычайно полезным и для ботаников, и для биологов в целом, несмотря на отсутствие аналогий между корончатыми опухолями и опухолями животных и связанную с этим невозможность прямых экстраполяций между двумя объектами исследования. Кроме того, корончатые галлы

являются прекрасным материалом для изучения процессов роста и размножения клеток.

Автор статьи выражает благодарность Г. С. Ландсбергу за помощь в получении материала для исследования и за участие в обсуждении результатов.

ЛИТЕРАТУРА

Браун А., Г. Вуд. 1964. Опухоли растений. В кн.: Успехи в изучении рака, 6. М.

Власенко Н. Л., А. П. Ильницкий, Ю. П. Капустин, И. Л. Журавлева, Р. В. Головня. 1978. Газохроматографический анализ аминов, содержащихся в почвах. Мат. III симп. по N-нитрозосоединениям. Таллин.

Габараева Н. И., Г. С. Ландсберг. 1978. Морфолого-анатомические изменения проростков *Cucurbita pepo* L. и *Helianthus annuus* L. под воздействием биологически активных веществ. Бот. ж., 63, 1.

Габараева Н. И., Э. И. Слепян. 1975. Реакция проростков цветковых растений на воздействие имино-ди-(пара-диметиламинофенил)-метана-аурамина-00. Вопр. онкологии, 21, 8.

Зоз Н. Н., И. С. Морозова, П. В. Колотенков. 1978. N-нитрозо-N-метилмочевина как противоопухолевый агент на высших растениях. Мат. III симп. по N-нитрозосоединениям. Таллин.

Иванов В. Б. 1974. Клеточные основы роста растений.

Линдсберг З. Я., А. К. Аудере, Я. А. Дупдуре, А. К. Берзиня, В. И. Берзинь. 1978. Газовохроматографическое определение нитрозаминов в окружающем воздухе. Мат. III симп. по N-нитрозосоединениям. Таллин.

Лодкина М. М. 1966. Развитие зародыша бересклета европейского (*Euonymus europea* L.) в период стратификации семян. Бот. ж., 51, 5.

Лодкина М. М., А. И. Ляшук, М. Г. Николаева. 1971. Анатомические изменения зародыша *Acer tataricum* L. при созревании и в процессе стратификации семян. Бот. ж., 56, 3.

Сальникова Т. В., О. И. Доемайлова, Н. Ф. Амелькина. 1974. Изменение повреждающего действия химических мутагенов при различных условиях обработки. I. Использование некоторых органических растворителей при воздействии N-нитрозо-N-алкилмочевинами. В кн.: Успехи химии мутагенеза в селекции. М.

Сальникова Т. В., Г. Н. Кеслер, Н. Ф. Амелькина. 1974. Изменение повреждающего действия химических мутагенов при различных условиях обработки. II. Изучение некоторых защитных веществ при воздействии N-нитрозо-N-метилмочевиной на мягкую пшеницу. В кн.: Успехи химии мутагенеза в селекции. М.

Слепян Э. И. 1979. Комплексная проблема «Растения и химические канцерогены», ее определение, содержание и значение для науки, народного хозяйства, здравоохранения, охраны и оздоровления окружающей природной среды. В кн.: Растения и химические канцерогены. Л.

Слепян Э. И., Н. И. Габараева. 1975. Реакция проростков цветковых растений на воздействие N-нитрозо-N-метилмочевины. Вопр. онкологии, 21, 5.

Слепян Э. И., А. М. Котин. 1971. Индукция водорастворимым канцерогенным соединением имино-ди-(пара-диметиламинофенил)метаном-аурамином-00 гипертрофии клеток проростков цветковых растений и предотвращение этой гипертрофии актиномицином Д. ДАН СССР, 201, 3.

Супермутагены. 1966. М.

Тахтаджян А. Л. 1945. Соотношения онтогенеза и филогенеза у высших растений. Научн. тр. Ереван. гос. унив., XXII.

Шангин-Березовский Г. Н. 1978. Спектр действия малых доз N-нитрозо-N-диметилмочевины. Мат. III симп. по N-нитрозосоединениям. Таллин.

Шеренешева Н. И. 1978. Индукция опухолей желудочно-кишечного тракта у крыс N-метил-N-нитро-N-нитрозогуанидином (МННГ). Мат. III симп. по N-нитрозосоединениям. Таллин.

Эльвест Ю. Я. 1978. О соотношении канцерогенного и токсического действия N-нитрозодиэтиламина (НДЭА). Мат. III симп. по N-нитрозосоединениям. Таллин.

Bernfeld M. 1950. Action de substances diverses sur la tige de *Pelargonium*. C. R. Soc. Biol., 144, 7—8.

Berthelot A., G. Amoureux. 1937. Sur la sensibilité de plantules aseptiques à quelques substances carcinogènes. C. R. Acad. Sci., 204, 7.

Buvat R. 1944—1945. Recherches sur la dédifferenciation des cellules végétales. Ann. Sci. nat. Bot. et biol. veget., 5.

Cook E. S., M. J. Hart, R. A. Joly. 1938. The effect of 1,2,5,6-dibenzanthracene on the growth and respiration of the yeast. Science, 87, 2258.

Dodge C. W., B. S. Dodge. 1937. Some effects of methylcholanthrene on the morphology and growth of yeasts. Ann. Miss. Bot. Garden, 24, 4.

Dubuc-Lubreux M. A., J. Vieth. 1971. Hipertrophie internodale induite chez Coleus par des morfactines. Bull. Soc. bot. Fr., 118, 1—2.

Garrigues R. 1951. Recherches sur les cecidies, le cancer et l'action des carbures cancérogènes sur les vegetaux. Thes. de Dr. sci. nat., Fac. Sci. Univ. Lyon.
Garrigues R., N. P. Bun-Hoi, A. Ramé. 1971. Production de tumeurs végétales par action de la N-methyl-N-nitroso-anilin, composé cancérogène chez l'animal. C. R. Acad. Sci., sér. D, 273, 13.
Gaspar P., M. Bouillene-Warland, A. de Foor. 1969. Localization histologiqae des effects du 2,4-D sur les plantules de *Triticum* en germination. Med. Rijkrfak. landbouwnet. Gent., 34, 3.
Gautherèt R. 1950. Plant cancer. Endeavour, 9, 33.
Goldstein S. 1937. A microbiological test for carcinogenic hydrocarbons. Science, 86, 2225.
Henry M. F. 1973. Hypertrophie internodale induite chez *Pisum sativum* L. par quelques composés organiques. Bull. Soc. bot. Fr., 120, 9.
IARC monogr. (International Agency of research of cancer). 1978. Lyon, 17.
Kisser J. 1939. Über die Wirkungen carcinogener Substanzen bei Pflanzen. Ber. Deutsch. Bot. Gez., 57, 10.
Komuro H. 1931. Betrachtungen über die zytologischen veränderungen in den Kohlenteerlösung getauchten Wurzelnspitzen junger Pflanzen. La cellule, 41, 2.
Kostoff D., L. Kendall. 1933. Studies on plant tumors and polyploidy produced by bacteria and other agents. Arch. f. Mikrobiol., 4, 4.
Kouchi H., K. Kumazawa. 1975. Anatomical responces of root tips to boron deficiency. II. Effect of boron deficiency on the cellular growth and development in root tips. Soil Sci. Plant Nutr., 21, 2. — 1976. Anatomical responces of root tips to boron deficiency. III. Effect of boron deficiency on sub-cellular structure of root tips, particularly on morphology of cell wall and its related organelles. Soil. Sci. Plant Nutr., 22, 1.
Lazànyi A., A. Màrki, C. Hathàzi, A. Timariu. 1961. Cercetări asupra morfogenezei la floareasoarelui (*Helianthus annuus* L.) în urma tratării seminţelor cu sulfamide, cu 2,4-D şi colchicină. Studii şi cercetări Biol. (Cluj), 1, 12.
Levine M. 1934. A preliminary report on plants treated witl the carcinogenic agents of animals. Bull. Torrey Bot. Club, 61, 3. — 1936a. Plant tumors and their relation to cancer. Bot. Rev., 2, 9. — 1936б. The responce of plants to localized applications of various chemical agents. Bull. Torrey Bot. Club, 63, 4. — 1947. Crown-gall disease on rhubarb. Bull. Torrey Bot. Club, 74, 2.
Levine M., H. Bergmann. 1936. The effects of coal-tar and other chemicals on the roots of *Allium cepa*. Amer. J. Cancer, 26, 2.
Magrou J. 1925. Le cancer des plantes. Rev. sci., 63, 2.
Meissel M. N. 1944. Effect of cancerogenic substances upon microbic cells. C. R. (Doklady) Acad. Sci. URSS, 42, 9.
Mercado B. L., R. L. Talatala 1974. Morphological responces of rice seedlings to dinitroxylidine herbicides. Phil. J. Sci., 103, 3.
Mottram J. C. 1934. Some effects of cencer-producing agents on chromosomes. Brit. J. Exper. Pathol., 15, 1.
Noel C. 1946. Recherches anatomiques sur le crown-gall. Ann. Sci. nat. bot., 11 sèr., 7.
Phelps R. A. 1967. Aflatoxins in feeds — a review. Trout. hepatoma research conference papers.
Pourbaix Y. 1937. Etude de l'influence d'un corps cancérogène hydrosoluble sur le métabolisme des hydrates de carbone de la levure. C. R. Soc. Biol., 126, 24.
Reiss J. 1969. Hemmung des Sproβwachstums von *Caralluma frerei* Rowl. durch Aflatoxin (Kurze Mitteilung). Planta (Berl.), 89, 3.
Rizk T. Y. 1973. Anatomical and cytological changes in excised cotton roots in respons to trifluralin or nitralin treatments. Egypt. J. bot., 16, 1—3.
Smith E. F. 1916a. Further evidence that crown-gall of plant is cancer. Science, 43, 1121. — 1916б. Further evidence as to the relation between crown-gall and cancer. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, Balt., 2, 8. — 1917. Mechanism of tumor growth in crown-gall. J. Agr. Res., 8, 5. — 1926. Recent cancer research. Amer. Naturalist, 60, 668.
Smith E. F., N. A. Brown, L. Mc Culloch. 1912. The structure and development of crown-gall: a plant cancer. Bull. U. S. dep. Agric. Bureau plant ind., 225.
Smith E. F., C. O. Townsend. 1907. A plant tumor of bacterial origin. Sciens, 25, 643.
White P. R. 1968. The problem of cancer as seen through studies of plant tissue cultures. Phytomorphology, 18, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 VIII 1979.

SUMMARY

N-methyl-N-nitrosonitroguanidine (MNNG), N-methyl-N-nitrosoanilin (MNA) and aflatoxine B_1, which possess carcinogenic activity and which are the polluters of environment, have been found to influence the seedlings of *Cucurbita pepo* L. and *Helianthus annuus* L. and to supress cell division of meristems and stimulate differentiation in some tissues, including hypertrophy of hypocotyle parenchyma of pith and primary cortex, resulting in formation of local swelling. These reactions are nonspecifical because changes of the same kind have been observed as result of influence of many agents of different structure as well as physical agents. Because of nonspecific influence of carcinogens upon seedlings and because of little in common in plant's and animal's neoplasms, it is unrational to use plant objects as models for studying the neoplastic growth.

УДК 576.312.37 : 633.1/.2 (571.15)

Н. С. Пробатова, А. П. Соколовская

К КАРИОТАКСОНОМИЧЕСКОМУ ИЗУЧЕНИЮ ЗЛАКОВ ГОРНОГО АЛТАЯ

N. S. PROBATOVA, A. P. SOKOLOVSKAYA. TO THE KARYOTAXONOMIC STUDY OF THE GRASSES OF MOUNTAIN ALTAI

Изучены хромосомные числа (ХЧ) у 39 видов и подвидов злаков, собранных во время ботанической экскурсии в период прохождения VII Всесоюзного совещания по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий (1977 г.) по Горному Алтаю (от г. Бийска до пос. Кош-Агач). Для 10 таксонов ХЧ определены впервые. Исследованные нами злаки являются в большинстве диплоидами (2n=14) или тетраплоидами (2n=28). Сообщаются дополнительные сведения о злаках, исследованных ранее на Алтае А. П. Соколовской и О. С. Стрелковой. Впервые для флоры Алтая указан диплоидный подвид *Koeleria cristata* ssp. *mongolica*.

В июле 1977 г. в г. Новосибирске проходило VII Всесоюзное совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Непосредственным продолжением его явилась восьмидневная научная ботаническая экскурсия участников совещания по Горному Алтаю по маршруту от г. Бийска по Чуйскому тракту до пос. Кош-Агач общей протяженностью около 550 км.[1]

Материал для настоящего сообщения был собран одним из авторов (Н. С. Пробатовой) во время этой экскурсии.

Первые и почти единственные до последнего времени сведения о хромосомных числах злаков Горного Алтая принадлежат А. П. Соколовской и О. С. Стрелковой (1948), исследовавшим эту флору и в кариологическом отношении. Ровно 40 лет назад (в 1937 г.) эти авторы прошли почти тем же маршрутом. В дальнейшем числа хромосом злаков Горного Алтая, насколько нам известно, почти не изучались; отдельные сведения находим, например, у Т. С. Ростовцевой (1977). Постоянные цитологические препараты и образцы растений, исследованные А. П. Соколовской и О. С. Стрелковой, по сей день сохраняются в Ленинградском государственном университете (ЛГУ). В последние годы Н. С. Пробатовой была пересмотрена и в некоторых случаях существенно уточнена их систематическая принадлежность.

Ниже приводим новые данные по числам хромосом для 39 видов и подвидов злаков Горного Алтая. По пути следования экскурсии кончики корешков фиксировала (в смеси Навашина) Н. С. Пробатова. Числа хромосом определены А. П. Соколовской на постоянных препаратах (окрашенных железным гематоксилином по Гейденгайну), сохраняющихся в ЛГУ. Гербарные образцы исследованных растений находятся в Биолого-почвенном институте Дальневосточного научного центра (ДВНЦ) АН СССР (г. Владивосток), дублеты их — в Гербарии Центрального Сибирского ботанического сада (ЦСБС) СО АН СССР (г. Новосибирск).

Изученные нами виды злаков относятся к 20 родам: *Achnatherum*, *Agropyron*, *Arctopoa*, *Beckmannia*, *Bromopsis*, *Calamagrostis*, *Deschampsia*,

[1] Маршрут ботанической экскурсии, флора, растительность и природные условия описаны И. М. Краснoборовым и Л. И. Иваниной (1977).

Elymus, *Elytrigia*, *Festuca*, *Helictotrichon*, *Hierochloë*, *Hordeum*, *Koeleria*, *Melica*, *Poa*, *Psathyrostachys*, *Ptilagrostis*, *Puccinellia*, *Trisetum*. Звездочкой выделены 10 таксонов, для которых числа хромосом приводятся впервые: *Beckmannia eruciformis* ssp. *borealis* (2n=14), *Elymus sajanensis* ssp. *sajanensis* (2n=28), *Elytrigia geniculata* ssp. *geniculata* (2n=28), *Festuca ovina* ssp. *sphagnicola* (2n=28), *F. tristis* ssp. *sajanensis* (2n=14), *Helictotrichon desertorum* ssp. *altaicum* (2n=14), *Koeleria altaica* (2n=28), *K. asiatica* ssp. *ledebourii* (2n=28), *Poa glauca* ssp. *reverdattoi* (2n=28 и 42), *P. insignis* (2n=28).

При обсуждении полученных результатов мы приводим также уточненные и дополненные сведения по видам злаков, исследованным ранее на Алтае А. П. Соколовской и О. С. Стрелковой.

1. *Achnatherum sibiricum* (L.) Keng (*Stipa sibirica* (L.) Lam.). 2n=24. Горно-Алтайская авт. обл., Улаганский р-н, окр. сел. Чибит, 1300 м над ур. м., галечный берег р. Чуи, 11 VII 1977, № 4682, Н. П.[2]

Этот вид был впервые изучен на Алтае в районе перевала Казиниха, Катунские Белки (Соколовская, Пробатова, 1978). Такое же число хромосом 2n=24 было установлено нами у трех других видов рода *Achnatherum* в различных районах СССР (*A. confusum* (Litv.) Tzvel., *A. extremiorientale* (Hara) Keng, *A. caragana* (Trin.) Nevski). Особый интерес вызывает один из наиболее высокоспециализированных видов — *A. splendens* (Trin.) Nevski (*Lasiagrostis splendens* (Trin.) Kunth), для которого мы предполагали число хромосом 2n=48, считая указанное ранее для «*Lasiagrostis splendens*» число 2n=42 (Соколовская, Стрелкова, 1948) ошибочным. Нам не удалось, к сожалению, определить число хромосом у *A. splendens* на алтайском материале; однако недавно в Казахстане мы установили у *A. splendens* 2n=48. Очевидно, в роде *Achnatherum* наблюдается только одно основное число хромосом x=6, вопреки предположениям Н. Н. Цвелева (1972). Проблема преобразования основного числа хромосом (x) в трибе *Stipeae* недавно обсуждалась нами в связи с изучением представителей трибы в различных районах СССР (Соколовская, Пробатова, 1978). На Алтае *A. sibiricum* близок к западной границе своего ареала; восточная его граница находится в Амурской обл., где известно пока единственное на Дальнем Востоке местонахождение *A. sibiricum* — в бассейне р. Зеи.

2. *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. ssp. *cristatum*. 2n=28. Кош-Агачский р-н, 3 км к С от пос. Кош-Агач, 1700 м над ур. м., каменистая степь, 12 VII 1977, № 4732, Н. П.; 4 км от пос. Кош-Агач, 12 VII 1977, № 4724, Н. П.

Для широко распространенного типового подвида *A. cristatum* s. l., по-видимому, характерно только тетраплоидное число хромосом 2n=28; оно было нами получено и в Якутии. Этот подвид был также исследован на Алтае А. П. Соколовской: 2n=28 (Чуйская степь, 1835 м над ур. м., 25 VII 1937, № 45 А. С., О. С.). Образец № 4724 относится к разновидности var. *hirsutissimum* (Kryl.) Tzvel. с очень густо- и длинноволосистыми колосками.

3. *Arctopoa tibetica* (Munro ex Stapf) Probat. (*Poa tibetica* Munro ex Stapf). 2n=42. Кош-Агачский р-н, окр. сел. Чеган-Узун, галечник ручья, 13 VII 1977, № 4734, Н. П.; окр. пос. Кош-Агач, 1700 м над ур. м., на галечнике оросительного канала, 21 VII 1977, № 4680, Н. П.

Кроме центральноазиатского *A. tibetica*, на Алтае встречаются два других вида установленного нами (Пробатова, 1974) рода *Arctopoa*. Один из них — алтайский эндемик *A. schischkinii* (Tzvel.) Probat., описанный из Чуйской степи как *Poa schischkinii* Tzvel. В отношении морфологических признаков этот вид занимает промежуточное положение между *A. tibetica* и третьим представителем рода на Алтае — восточносибирским *A. subfastigiata* (Trin.) Probat. Все пять видов рода *Arctopoa* — гигрофиты, большинство из них — факультативные или облигатные галофиты. Все изу-

[2] В дальнейшем указание «Горно-Алтайская автономная область» нами опускается в целях сокращения. Фамилии коллекторов обозначены: Н. П. (Н. Пробатова), А. С. (А. Соколовская), О. С. (О. Стрелкова).

ченные в кариологическом отношении виды рода *Arctopoa* — гексаплоиды (2n=42), лишь у *A. schischkinii* число хромосом пока не изучено, а у литорального восточноазиатско-североамериканского вида *A. eminens* (C. Presl) Probat. нами на о. Сахалин было выявлено (наряду с 2n=42) необычное для этого рода число 2n=28. Последний случай, возможно, является следствием ошибки при фиксации. На Алтае *A. tibetica* был также исследован ранее А. П. Соколовской: 2n=42 (Чуйская степь, пос. Кош-Агач, 1835 м над ур. м., луг по берегу речки, 24 VII 1937, № 15, А. С., О. С.; галечник р. Чеган-Узун, 2000 м над ур. м., 4 VIII 1937, № 117, А. С., О. С.).Для *A. tibetica* характерно значительное габитуальное сходство с мелкими экземплярами *A. eminens*.

4. * *Beckmannia eruciformis* ssp. *borealis* Tzvel. 2n=14. Кош-Агачский р-н., окр. сел. Чеган-Узун, заболоченные участки у лесного ручья, 13 VII 1977, № 4733, Н. П.

5. *Beckmannia syzigachne* (Steud.) Fern. ssp. *syzigachne*. 2n=14. Окр. пос. Усть-Кокса в 260 км от г. Бийска по Чуйскому тракту, сырой луг, 14 VII 1977, № 4736, Н. П.

На Алтае встречаются оба вида рода *Beckmannia*, причем *B. eruciformis* s.l. представлен только более северным своим подвидом — ssp. *borealis*, у которого отсутствуют клубневидные утолщения в основании побегов. Этот подвид является эндемичным для СССР; он был описан из Коми АССР и имеет довольно широкое распространение, доходя на востоке ареала до г. Якутска (Пробатова, 1976). Предполагается (Цвелев, 1976), что ssp. *borealis* является результатом интрогрессивной гибридизации *B. eruciformis* ssp. *eruciformis*×*syzigachne* ssp. *syzigachne*. На Алтае *B. erucformis* ssp. *borealis* был также изучен А. П. Соколовской: 2n=14 (Чуйская степь пос. Кош-Агач, 1835 м над ур. м., по заводям, 24 VII 1937, № 5, А. С., О. С.), но число хромосом для этого подвида здесь приводится нами впервые. Виды рода *Beckmannia* — диплоиды; однако в последнее время для *B. syzigachne* ssp. *syzigachne* на Чукотке было указано также тетраплоидное число хромосом 2n=28 (Жукова, Петровский, 1976). Подтверждений этому нам получить пока не удалось.

6. *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub (var. *pellita* (G. Beck) Tzvel.). 2n=28. Чуйский тракт, в 365 км от г. Бийска, остепненный луг, 10 VII 1977, № 4681, Н. П.

7. *Bromopsis pumpelliana* (Scribn.) Holub ssp. *pumpelliana*. 2n=28. Улаганский р-н, окр. пос. Акташ, у Мертвого озера, на вырубке лиственничника, 10 VII 1977, № 4690, Н. П.

Наш образец *B. inermis*, отнесенный к var. *pellita*, характеризуется волосистыми влагалищами и пластинками нижних листьев; стебли под соцветием иногда также более или менее волосистые, однако цветковые чешуи голые, шероховатые, безостые. *B. pumpelliana* s. str. был ранее уже исследован на Алтае А. П. Соколовской, однако при этом было получено октоплоидное число хромосом 2n=56 (Курайский хребет, ущелье Taбожек, 2300 м над ур. м., на россыпи, 30 VII 1937, № 59, А. С., О. С.). Оба вида рода *Bromopsis* очень полиморфны (также и в кариологическом отношении), а у *B. pumpelliana* s. l. числа хромосом варьируют даже в пределах подвидов, что наблюдалось нами в различных районах Дальнего Востока и в Якутии, а таке указывалось в литературе (Юрцев, Жукова, 1978). Несмотря на полиморфизм ssp. *pumpelliana*, надежно разграничить по внешним признакам хромосомные расы с 2n=28 и 56 не удается.

8. *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth. 2n=28. Окр. пос. Усть-Сема, левый берег р. Катунь у впадения ее притока — р. Семы, сосновый лес, 15 VII 1977, № 4739, Н. П.

9. *Calamagrostis macilenta* (Griseb.) Litv. 2n=28. Окр. пос. Кош-Агач, 1700 м над ур. м., по краю поливного пастбища, 12 VII 1977, № 4696, Н. П.

Стабильное тетраплоидное число хромосом 2n=28 в различных частях ареала *C. arundinacea* («Хромосомные числа цветковых растений», 1969) в особенности контрастирует с хромосомными числами 2n=42,

49 и 56, которые наблюдаются у близкого вида *C. brachytricha* Steud. на Дальнем Востоке (Соколовская, Пробатова, 1977а). Однако в монографии Н. Н. Цвелева «Злаки СССР» (1976) последний считается лишь подвидом — *C. arundinacea* ssp. *brachytricha* (Steud.) Tzvel., с чем нам трудно согласиться. *C. macilenta* был уже исследован на Алтае (Кош-Агач); полученное при этом число хромосом 2n=28 (Соколовская, Пробатова, 1977а) подтвердила Т. С. Ростовцева (1977) на материале из Тувинской АССР. Хромосомное число 2n=28 — наименьшее в роде *Calamagrostis*, где полностью отсутствуют виды — первичные диплоиды. Указание для *C. langsdorffii* на Алтае 2n=16 (Соколовская, Стрелкова, 1948) является, очевидно, следствием ошибки при этикетировании цитологической фиксации: это число не относится к злакам. На Алтае (Кош-Агач) был изучен также *C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. s. str.: 2n=56, 58—60 (Соколовская, Пробатова, 1977а).

10. *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. ssp. *caespitosa*. 2n=26. Шебалинский р-н, окр. сел. Черга, 700 м над ур. м., галечник р. Семы, 9 VII 1977, № 4707, Н. П.

Число хромосом 2n=26 (x=13) — наиболее обычное у *D. caespitosa* s. l.; оно обнаруживалось нами при исследовании этого комплекса в различных районах СССР. Типовой подвид ssp. *caespitosa* был нами изучен также на Кавказе (Пробатова, Соколовская, 1978) и на о. Сахалин (Соколовская, Пробатова, 1975); на Дальнем Востоке это — довольно редкое заносное растение. На Алтае ранее был исследован ssp. *koelerioides* (Regel) Tzvel. из ряда местонахождений (Курайский хребет, Катунские Белки, Чуйская степь—Кош-Агач и р. Чеган-Узун), где было также установлено 2n=26 (Соколовская, Пробатова, 1975). В то же время продолжают появляться сообщения о хромосомных числах 2n=28, 38, 42, 48, 52 у различных (обычно более северных) подвидов *D. caespitosa* s. l. (Петровский, Жукова, 1978, и др.).

11. *Elymus jacutensis* (Drob.) Tzvel. 2n=28. Майминский р-н, 117-й км Чуйского тракта, галечник р. Катунь, 8 VII 1977, № 4702, Н. П.; окр. пос. Усть-Сема, берег р. Катунь у впадения ее притока — р. Семы, галечник, 15 VII 1977, № 4694, Н. П.

12. *Elymus pendulinus* (Nevski) Tzvel. ssp. *pendulinus*. 2n=28. Окр. пос. Усть-Сема, левый берег р. Катунь у впадения р. Семы, галечник, 15 VII 1977, № 4698, Н. П.

Числа хромосом у *E. pendulinus* s. str. и *E. jacutensis* нами были исследованы в районах Дальнего Востока (Соколовская, Пробатова, 1977б); на Алтае получены совпадающие результаты. Здесь, на Алтае, проходит западная граница ареала восточноазиатского лесного вида *E. pendulinus* s. l. Типовой подвид ssp. *pendulinus* — редкое растение на Алтае, однако он был уже известен на р. Катунь (Цвелев, 1976). Основное распространение этого подвида в СССР — в южной части Дальнего Востока (Приморье и Приамурье). На Алтае мы смогли убедиться в том, что условия обитания ssp. *pendulinus* на границе ареала существенно отличаются от тех, которые характерны для его дальневосточной расы — типично лесного растения. *E. jacutensis* — характерный вид аллювиальных отложений в северных районах Дальнего Востока; на Алтае проходит юго-западная граница его ареала. Таким образом, *E. jacutensis* и *E. pendulinus* очень различны в эколого-фитоценотическом отношении и разобщены географически (по крайней мере на Дальнем Востоке); сообитание их на Алтае, которое явилось для нас неожиданным, представляет большой интерес. В роде *Elymus* на Алтае А. П. Соколовской были ранее исследованы еще три вида; данные по одному из них — *E. sajanensis* s. str. — оставались неизвестными, так как растение было ошибочно определено как «*Roegneria angustiglumis*» (=*Elymus mutabilis* (Drob.) Tzvel.). Приводим этикетку образца.

**Elymus sajanensis* (Nevski) Tzvel. ssp. *sajanensis*. 2n=28. Чуйская степь, долина ущелья к перевалу Taбожек, берег ручья, 29 VII 1937, № 46, А. С., О. С.

Этот подвид считался эндемиком Саян (Цвелев, 1975); позднее на основании вышеприведенного образца он был указан и для Алтая в монографии «Злаки СССР» (Цвелев, 1976).

Elymus sibiricus L. 2n=28. Курайский хребет, ущелье Табожек, 2500 м над ур. м., берег р. Чеган-Узун, 31 VII 1937, № 104, А. С., О. С.

Elymus dahuricus Turcz. ex Griseb. ssp. *dahuricus*. 2n=42. Катунские Белки, перевал Казиниха, 2150 м над ур. м., по долине р. Катунь, 21 VII 1937, № 190, А. С., О. С.

13. **Elytrigia geniculata* (Trin.) Nevski ssp. *geniculata*. 2n=28. Теректинский хребет, Чикетаманский перевал, каменистый склон, 14 VII 1977, № 4738, Н. П.

В роде *Elytrigia* в отличие от рода *Elymus* известны виды — первичные диплоиды, однако они относительно немногочисленны. До сих пор почти половина видов и подвидов рода *Elytrigia* флоры СССР остаются не изученными в кариологическом отношении. Нами впервые исследован типовой подвид *E. geniculata* ssp. *geniculata*, описанный с Алтая и распространенный на юге Сибири, а за пределами СССР — в Монголии (Цвелев, 1976). Ранее А. П. Соколовской на Алтае был изучен широко распространенный вид *E. repens*, представленный здесь только типовым подвидом:

Elytrigia repens (L.) Nevski ssp. *repens*. 2n=42. Чуйская степь, пос. Кош-Агач, 1835 м над ур. м., песчаный берег речки, 24 VII 1937, № 21, А. С., О. С.; там же, 25 VII 1937, № 35, А. С., О. С.

Гексаплоидное число хромосом, наиболее обычное для очень полиморфного комплекса *E. repens* s. l., свидетельствует о его гибридной природе.

14. *Festuca ovina* L. ssp. *ovina*. 2n=14. Онгудайский р-н, 232-й км Чуйского тракта от г. Бийска, верховье р. Семы, 1800 м над ур. м., Семинский перевал, на скалах у верхней границы леса из кедра сибирского, 9 VII 1977, № 4706, Н. П.

15. **Festuca ovina* ssp. *sphagnicola* (B. Keller) Tzvel. 2n=28. Улаганский р-н, окр. пос. Акташ, у Мертвого озера, на вырубке лиственничника, 10 VII 1977, № 4710, Н. П.

Для очень широко распространенного типового подвида *F. ovina* ssp. *ovina*, по-видимому, единственно правильным является диплоидное число хромосом 2n=14, выявленное нами в самых различных районах СССР — в европейской части, на Кавказе и на Дальнем Востоке. На Алтае нами впервые исследован преимущественно южносибирский подвид, описанный с Алтая — ssp. *sphagnicola*, у которого было неожиданно обнаружено тетраплоидное число 2n=28. Оно может служить дополнительным основанием для суждения о самостоятельности этого таксона в ранге вида, поскольку у всех остальных подвидов *F. ovina* s. l. наблюдается только диплоидное число хромосом, несмотря на очень значительный полиморфизм вида в целом. У наших образцов ssp. *sphagnicola* листовые пластинки снаружи большей частью шероховатые, что приближает их к ssp. *ovina*.

16. **Festuca tristis* ssp. *sajanensis* (Roshev.) Tzvel. 2n=14. Улаганский р-н, окр. пос. Акташ, Курайский хребет, 2400 м над ур. м., субальпийский луг на склоне, 11 VII 1977, № 4715, Н. П.

Впервые исследован в кариологическом отношении *F. tristis* Kryl. et Ivanitzk., типовой подвид которого — ssp. *tristis* — был описан с Алтая. Нами изучен другой, эндемичный подвид ssp. *sajanensis* (описан с Саян), который на Алтае встречается только на Курайском хребте. Он был также изучен на Алтае А. П. Соколовской, но эти данные остались неопубликованными: 2n=14 и 28 (Курайский хребет, перевал Табожек, 2500 м над ур. м., на склоне, 31 VII 1937, № 103, А. С., О. С.). На основании этого образца ssp. *sajanensis* был приведен для Алтая в монографии «Злаки СССР» (Цвелев, 1976). Мы предполагаем, что одно из двух полученных чисел 2n=28 здесь относится к близкому виду *F. altaica*, с которым *F. tristis* к тому же несколько сходен габитуально. В свою очередь *F. altaica* также был изучен на Алтае.

Festuca altaica Trin. 2n=28. Верховье р. Чеган-Узун, 2000 м над ур.м., галечник, 5 VIII 1937, № 123, А. С., О. С.

17. *Festuca valesiaca* Gaudin ssp. *valesiaca*. 2n=14. Улаганский р-н, окр. сел. Чибит, 1300 м над ур. м., галечник р. Чуя, 11 VII 1977, № 4712, Н. П.

Такое же диплоидное число хромосом нами было выявлено у ssp. *valesiaca* на Кавказе. На Алтае, кроме диплоидного типового подвида, встречается и другой, гексаплоидный подвид полиморфного комплекса *F. valesiaca* s. l. — ssp. *sulcata* (Hack.) Schinz et R. Keller (Цвелев, 1976). Число хромосом 2n=28, указанное на Алтае у Соколовской и Стрелковой (1948) для «*Festuca pseudoovina*» (*F. valesiaca* ssp. *pseudovina* (Hack. ex Wiesb.) Hegi), относится, как мы выяснили при изучении соответствующего гербарного образца, к другому виду — *F. kryloviana*, описанному с Алтая:

Festuca kryloviana Reverd. 2n=28 и 42. Чуйская степь, пос. Кош-Агач, 1835 м над ур. м., долина ущелья к перевалу Табожек, 29 VII 1937, № 47, А. С., О. С.[3]

Festuca rubra L. ssp. *rubra* (var. *barbata* (Schrank) Hack.). 2n=42. Чуйская степь, пос. Кош-Агач, 1835 м над ур. м., засоленный луг по берегу речки, 25 VII 1937, № 31, А. С., О. С.

У этого образца влагалища нижних листьев голые, что отмечается у ssp. *rubra* на Кавказе и в Средней Азии (Цвелев, 1976).

18. **Helictotrichon desertorum* ssp. *altaicum* (Tzvel.) Holub. 2n=14. Теректинский хребет, Чикетаманский перевал, каменистый склон, 14 VII 1977, № 4737, Н. П.; окр. пос. Кош-Агач, урочище Балахан, 2100 м над ур. м., щебнистое дно ущелья, 12 VII 1977, № 4728, Н. П.

19. *Helictotrichon hookeri* (Scribn.) Henr. ssp. *hookeri*. 2n=14. Улаганский р-н, окр. пос. Акташ, Курайский хребет, 2400 м над ур. м., субальпийский луг на склоне, 11 VII 1977, № 4722, Н. П.; Онгудайский р-н, 232-й км Чуйского тракта от г. Бийска, верховье р. Семы, 1800 м над ур. м., Семинский перевал, дриадовая пустошь, 9 VII 1977, Н. П.

При более узком понимании (Holub, 1977) объема рода *Helictotrichon* Bess. *H. hookeri* s. l. относится к роду *Avenula* (Dumort.) Dumort. Изученный на Алтае типовой подвид ssp. *hookeri*, на наш взгляд, достаточно хорошо отличается от ssp. *schellianum* (Hack.) Tzvel. Последний более широко распространен и встречается как на Алтае, так и в южных (материковых) районах Дальнего Востока (был описан с Амура), а также в европейской части СССР, на Урале, в Сибири и Средней Азии. Скорее всего, эти таксоны следует считать самостоятельными видами. Оба они — диплоиды (2n=14), но в этом роде известны также полиплоиды высокого уровня (например, 16x, 18x, 19x и 21x — Gervais, 1973). Другой изученный нами таксон — *H. desertorum* ssp. *altaicum* — принадлежит к роду *Helictotrichon* s. str., где также немало видов — диплоидов, но имеются и полиплоиды разных уровней (Gervais, 1973). На Алтае встречаются также типовой подвид ssp. *desertorum* (с 2n=14 — Малахова, 1971) и близкий вид *H. mongolicum* (Roshev.) Henr.; последний еще не изучен в кариологическом отношении. Виды рода *Helictotrichon* s. str. представлены в СССР, по Н. Н. Цвелеву (1976), главным образом в Средней Азии; числа хромосом у них остаются почти совершенно не изученными, кроме двух подвидов *H. desertorum* s. l. и *H. krylovii* (Pavl.) Henr. (все три таксона — с 2n=14). Недавно из Тувинской АССР был описан еще один вид — *H. sangliense* Krasnob., близкий к *H. desertorum* ssp. *altaicum* (Красноборов, 1977). Разделение рода *Helictotrichon* s. l. на два самостоятельных рода, соответствующих двум направлениям эволюции, принимается в последнее время многими зарубежными авторами; по-видимому, его следует считать вполне оправданным.

---

[3] Не исключено, что 2n=42 относится к *F. valesiaca* ssp. *sulcata*, хотя принадлежность гербарного образца к *F. kryloviana* не вызывает сомнения. Определения овсяниц проверили Н. Н. Цвелев (БИН) и Е. Б. Алексеев (МГУ).

20. *Hierochloë glabra* Trin. ssp. *glabra*. 2n=42. Улаганский р-н, окр. сел. Чибит, 1300 м над ур. м., галечный берег р. Чуи, 11 VII 1977, № 4683, Н. П.; Кош-Агачский р-н, окр. сел. Курай, остепненный луг, 13 VII 1977, № 4886, Н. П.

Мы неоднократно исследовали число хромосом у растений, относящихся к ssp. *glabra* (описан из Забайкалья), в Приамурье и Приморье, где нами, однако, было установлено 2n=28. Тем не менее оба алтайских образца вполне совпадают с дальневосточными экземплярами ssp. *glabra*, в том числе по мелким (3.5—3.7 мм дл.) колоскам и густому опушению листовых влагалищ. Гексаплоидное число хромосом 2n=42 заставляет предполагать, что на Алтае распространен особый подвид *H. glabra* s. l., занимающий крайнюю западную часть ареала вида. В настоящее время нам известны два 42-хромосомных подвида *H. glabra* s. l., которые распространены у восточной границы ареала вида — на Камчатке, Курилах, Сахалине и в низовьях Амура (Пробатова, 1976). На Алтае из длиннокорневищных зубровок встречаются, по Н. Н. Цвелеву (1976), также *H. glabra* ssp. *sibirica* (Tzvel.) Tzvel., *H. odorata* ssp. *arctica* (C. Presl) Tzvel. (оба с 2n=56), а в западной части — *H. repens* (Host) Beauv. (2n=28).

21. *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link ssp. *brevisubulatum*. 2n=28. Окр. пос. Кош-Агач, 1700 м над ур. м., олуговелая степь, 12 VII 1977, № 4726, Н. П.

На Алтае, согласно Н. Н. Цвелеву (1976), встречаются два подвида *H. brevisubulatum* s. l. — тетраплоидный типовой подвид и диплоид ssp. *nevskianum* (Bowd.) Tzvel. Ранее ssp. *brevisubulatum* был также изучен на Алтае (Кош-Агач): 2n=28 (Соколовская, Пробатова, 1978). Мы установили, что подвиды *H. brevisubulatum* s. l. различаются также числами хромосом, так что по результатам кариологического исследования в данном случае можно, очевидно, судить о границах распространения отдельных подвидов.

22. **Koeleria altaica* (Domin) Kryl. 2n=28. Окр. пос. Кош-Агач, урочище Балахан, 2100 м над ур. м., щебнистое дно ущелья, 12 VII 1977, № 4731, Н. П.

23. **Koeleria asiatica* ssp. *ledebourii* (Domin) Tzvel. 2n=28. Окр. пос. Кош.-Агач, урочище Балахан, 2100 м над ур. м., по щебнистому дну ущелья у ручья, 12 VII 1977, № 4729, Н. П.

24. *Koeleria cristata* ssp. *mongolica* (Domin) Tzvel. 2n=14. Левый берег р. Б. Ильгумень, 329-й км от г. Бийска по Чуйскому тракту, каменистая степь, 10 VII 1977, № 4687, Н. П.; 365-й км от г. Бийска, каменистая степь, 10 VII 1977, № 4714, Н. П.

Два из трех изученных нами таксонов рода *Koeleria* — *K. altaica* и *K. asiatica* ssp. *ledebourii* — были описаны с Алтая; оба они впервые исследованы нами в кариологическом отношении. Для южносибирско-монгольского вида *K. altaica* не подтвердилось предположение Н. Н. Цвелева (1976) о диплоидном числе хромосом. Возможно, что 2n=14, указанное для *K. cristata* ssp. *krylovii* (Reverd.) Tzvel. (Гузик, 1973, цит. по: Цвелев, 1976), относится не к *K. altaica*, как предполагалось, а к другому подвиду *K. cristata* s. l., а именно — к ssp. *mongolica*, широко распространенному в Забайкалье. Этот последний, мелкоколосковый диплоидный подвид был приведен в монографии «Злаки СССР» (Цвелев, 1976) только для Восточной Сибири и Дальнего Востока; однако недавно он был нами обнаружен среди наших сборов с Кавказа (Пробатова, 1978), а также оказалось, что ssp. *mongolica* встречается и на Алтае. Для типового подвида ssp. *cristata* (с более крупными чешуями и колосками свыше 4.5 мм дл.) характерно тетраплоидное число хромосом 2n=28, которое было установлено в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке (Соколовская, Пробатова, 1975, 1977б). И все же ввиду очень значительного полиморфизма ssp. *cristata* стабильность числа хромосом у этого подвида еще не может, как нам кажется, считаться окончательно доказанной; необходимы дальнейшие исследования на всем ареале подвида. Эндемичный южносибирский (преимущественно алтайско-тяньшанский) подвид *K. asiatica* ssp. *le-*

debourii оказался тетраплоидом; такое же число хромосом 2n=28 приводится (Жукова, Тихонова, 1971) и для типового подвида ssp. *asiatica*, распространенного преимущественно в арктических районах СССР (на Алтае отсутствует). У наших растений ssp. *ledebourii* (№ 4729) колоски волосистые, пластинки листьев снизу также длинноволосистые. Остается не исследованным число хромосом у третьего подвида — ssp. *atroviolacea* (Domin) Tzvel., который встречается и на Алтае.

25. *Melica transsilvanica* Schur ssp. *transsilvanica*. 2n=18. Чуйский тракт, 329-й км от г. Бийска, левый берег р. Б. Ильгумень, каменистая степь, 10 VII 1977, № 4845, Н. П.

На Алтае (Катунские Белки, перевал Казиниха) ранее был исследован еще один вид этого рода — *M. altissima* L., 2n=18 (Соколовская, Пробатова, 1978). Стабильное число хромосом 2n=18 у всех видов рода *Melica* не позволяет использовать этот признак в целях систематики.

26. *Poa alpina* L. ssp. *alpina*. 2n=42—44. Улаганский р-н, окр. пос. Акташ, Курайский хребет, 2400 м над ур. м., субальпийский луг на склоне, 11 VII 1977, № 4720, Н. П.

Для этого подвида на Алтае ранее было получено число хромосом 2n=34 (Курайский хребет, ущелье Табожек, 30 VII 1937, № 78, А. С., О. С.). Хромосомные числа 2n=32—34 и 42 являются, как мы установили, наиболее обычными для ssp. *alpina* в СССР.

27. *Poa altaica* Trin. 2n=28. Онгудайский р-н, 232-й км Чуйского тракта от г. Бийска, верховье р. Семы, 1800 м над ур. м., Семинский перевал, на скалах, 9 VII 1977, № 4686, Н. П.

28. *Poa attenuata* Trin. ssp. *attenuata*. 2n=28. Окр. пос. Кош-Агач, 2100 м над ур. м., урочище Балахан, по щебнистому дну ущелья, 12 VII 1977, № 4730, Н. П.

29. *Poa glauca* ssp. *litvinoviana* (Ovcz.) Tzvel. 2n=28. Склон к р. Чуе у впадения ее в р. Катунь, каменистая степь, 10 VII 1977, № 4708, Н. П.

30. **Poa glauca* ssp. *reverdattoi* (Roshev.) Tzvel. 2n=28. Окр. пос. Кош-Агач, 1700 м над ур. м., степь, 12 VII 1977, № 4725, Н. П.; 2n=42. Улаганский р-н, окр. пос. Акташ, Курайский хребет, 2400 м над ур. м., эрозионные обнажения на склоне, 11 VII 1977, № 4718, Н. П.

По характеру ареалов *P. altaica*, *P. attenuata* s. str., *P. glauca* ssp. *reverdattoi* и *P. glauca* ssp. *litvinoviana* являются преимущественно южносибирско-монгольскими; два первых вида были описаны с Алтая. *P. altaica* был впервые исследован А. П. Соколовской, при этом на Алтае в пределах вида были выявлены две хромосомные расы: с 2n=28 (Курайский хребет, ущелье Табожек, 2300 м над ур. м., горный луг, у ручья, 30 VII 1937, № 55, А. С., О. С.) и 2n=42 (горный склон к р. Чеган-Узун, 2000 м над ур. м., галечник, 5 VIII 1937, № 122, А. С., О. С.). У образца № 55 отсутствует пучочек волоконец каллуса, а стебли под соцветием шероховатые (эти растения уклоняются к *P. attenuata* s. str., точнее — к var. *dahurica* (Trin.) Griseb. ex Kryl.). Хромосомные расы в пределах одного вида (в особенности с 2n=28 и 42) вполне характерны для представителей секции *Stenopoa*. *P. attenuata* s. str. на Алтае был также изучен А. П. Соколовской; 2n=28 (Курайский хребет, ущелье Табожек, выс. 2300 м над ур. м., на россыпи, 30 VII 1937, № 68, А. С., О. С.). Однако в пределах каждого из двух подвидов его — ssp. *attenuata* и ssp. *botryoides* (Trin. ex Griseb.) Tzvel. — в СССР наблюдаются, по нашим данным, хромосомные расы с 2n=28 и 42. При этом тетраполоидная раса ssp. *botryoides* более обычна, например, в южных районах Дальнего Востока (Приамурье), а гексаплоидная — в более северных (бассейн р. Колымы, п-ов Камчатка). Нами впервые исследован *P. glauca* ssp. *reverdattoi*, где также были выявлены две расы с 2n=28 и 42; такие же две расы существуют и у другого подвида — ssp. *litvinoviana* (42-хромосомная раса нами была установлена в Таджикистане). *P. glauca* s. l. широко известен своим полиморфизмом; очень полиморфный подвид ssp. *litvinoviana* значительно сближается, по Н. Н. Цвелеву (1976), с *P. attenuata* s. str.

31. *Poa sibirica* Roshev. 2n=14. Онгудайский р-н, 232-й км Чуйского тракта от г. Бийска, верховье р. Семы, 1800 м над ур. м., Семинский перевал, субальпийский луг, 9 VII 1977, № 4703, Н. П.; Улаганский р-н, окр. пос. Акташ, 1900 м над ур. м., Улаганский перевал, сырой луг, 10 VII 1977, № 4709, Н. П.

32. **Poa insignis* Litv. ex Roshev. (*P. sibirica* ssp. *uralensis* Tzvel.). 2n=28. Улаганский р-н, окр. пос. Акташ, Курайский хребет, 2400 м над ур. м., субальпийский луг на склоне, 11 VII 1977, № 4717, Н. П.

Два вида секции *Macropoa*, представленные на Алтае — *P. sibirica* (2n=14) и *P. insignis* (2n=28), в последнее время рассматриваются как подвиды *P. sibirica* s. l. (Цвелев, 1976). Однако различия между ними довольно существенны: *P. insignis* — эндемичный южносибирско-тянь-шанский вид с более крупными (чем у *P. sibirica* s. str.) чешуями и колосками, более толстыми стеблями и веточками метелок, широкими листовыми пластинками и в целом габитуально более мощный. Мы установили, что эти таксоны различаются и по числу хромосом, что является существенным признаком в секции *Macropoa*. *P. sibirica* широко распространен на территории СССР и был нами исследован в разных частях ареала — от Коми АССР до Забайкалья и Камчатки, во всех случаях было выявлено диплоидное число хромосом 2n=14. *P. insignis* был на Алтае изучен также А. П. Соколовской: 2n=28 (Катунские Белки, перевал Казиниха, 2150 м над ур. м., по склонам, 19 VII 1937, № 161, А. С., О. С.).[4] 28-хромосомный таксон занимает на Алтае более высокогорные местообитания по сравнению с 14-хромосомным. Очевидно, *P. sibirica* и *P. insignis* на Алтае находятся между собой в таких же отношениях, как на Кавказе — диплоид *Trisetum parvispiculatum* (Tzvel.) Probat. и тетраплоид *T. flavescens* (L.) Beauv. (Пробатова, Соколовская, 1978). В обоих случаях морфологические различия между видами оказываются в этих районах несколько сглаженными, вероятно, вследствие интрогрессии. Так, образец № 4703 (*Poa sibirica*, 2n=14) в сущности занимает промежуточное положение между типичным *P. sibirica* (№ 4709) и *P. insignis* (№ 4717), габитуально уклоняясь к последнему. Мы все же считаем более правильным рассматривать тетраплоидный таксон в ранге вида (а не подвида *P. sibirica* ssp. *uralensis*).

На Алтае А. П. Соколовской был исследован еще один представитель рода *Poa*:

Poa pratensis L. ssp. *pratensis*. 2n=42 и 56. Чуйская степь, пос. Кош-Агач, 1835 м над ур. м., песчаный берег речки, 24 VII 1937, № 22, А. С., О. С.

33. *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski ssp. *juncea*. 2n=14. Кош-Агачский р-н, окр. сел. Чеган-Узун, каменистая пустыня, 13 VII 1977, № 4735, Н. П.; окр. пос. Кош-Агач, выс. 1700 м над ур. м., каменистая степь, 12 VII 1977, № 4692, Н. П.

Кроме широко распространенного типового подвида, на Алтай заходит с востока такой же диплоидный подвид ssp. *hyalantha* (Rupr.) Tzvel. (был изучен нами в Якутии), а также встречается *P. lanuginosa* (Trin.) Nevski, описанный с Алтая. Представители рода *Psathyrostachys* в СССР, кроме *P. juncea* s. l., все еще остаются не изученными в кариологическом отношении. Диплоидный вид *P. juncea* s. l. считается одним из предков для рода *Leymus* (Цвелев, 1973).

34. *Ptilagrostis mongholica* (Turcz. ex Trin.) Griseb. ssp. *mongholica*. 2n=22. Улаганский р-н, окр. пос. Акташ, Курайский хребет, 2400 м над ур. м., субальпийский луг на склоне, 11 VII 1977, № 4716, Н. П.

Из 6 таксонов рода *Ptilagrostis* флоры СССР лишь для двух — *P. mongholica* s. str. и *P. junatovii* Grub. — пока известно число хромосом: 2n=22 (Крогулевич, 1971; Соколовская, Пробатова, 1978). Впервые ssp. *mongholica* был исследован А. П. Соколовской на Алтае (Курайский хребет, перевал Табожек).

---

[4] Был приведен под названием «Poa sibirica» (Соколовская, Стрелкова, 1948).

35. *Puccinellia hauptiana* V. Krecz. 2n=28. Улаганский р-н, окр. пос. Акташ, Курайский хребет, 2400 м над ур. м., обочина дороги, 11 VII 1977, № 4719, Н. П.; Онгудайский р-н, устье р. Б. Яломан, сбитый луг по берегу реки, 14 VII 1977, № 4693, Н. П.; 260-й км от г. Бийска по Чуйскому тракту, окр. пос. Усть-Кокса, сырой луг, 14 VII 1977, № 4699, Н. П.; 365-й км Чуйского тракта от г. Бийска, на обочине дороги, 10 VII 1977, № 4713, Н. П.

36. *Puccinellia tenuiflora* (Griseb.) Scribn. et Merr. ssp. *tenuiflora*. 2n=14. Улаганский р-н, окр. сел. Чибит, 1300 м над ур. м., галечный берег р. Чуи, 11 VII 1977, № 4711, Н. П.; окр. пос. Кош-Агач, 1700 м над ур. м., олуговелая степь, 12 VII 1977, № 4727, Н. П.

Два исследованных вида рода *Puccinellia* габитуально довольно сходны, но относятся к разным секциям рода; они хорошо различаются уже по числу хромосом, которое у *P. hauptiana*, по нашим данным, в других частях ареала также равно 28 (Соколовская, Пробатова, 1975, 1977б). Указанное для «*Atropis hauptiana*» на Алтае (Кош-Агач) диплоидное число 2n=14 (Соколовская, Стрелкова, 1948) относится, как было установлено при позднейшем изучении гербарного образца, к *Puccinellia altaica* Tzvel. (Соколовская, Пробатова, 1975). Для *P. tenuiflora* ssp. *tenuiflora* на Алтае проходит западная граница ареала. Он был впервые исследован с Алтая (Кош-Агач): 2n=14 (Соколовская, Пробатова, 1975). Недавно для «*Puccinellia tenuiflora*» из Тувинской АССР было приведено 2n=56 (Ростовцева, 1977). Мы предполагаем, что это указание относится к другому виду, так как внутривидовые хромосомные расы не свойственны видам рода *Puccinellia*; октоплоидное число хромосом довольно редко наблюдается в этом роде.

37. *Trisetum altaicum* Roshev. 2n=14. Онгудайский р-н, 232-й км Чуйского тракта от г. Бийска, верховье р. Семы, 1800 м над ур. м., Семинский перевал, субальпийский луг, 9 VII 1977, № 4697, Н. П.; Улаганский р-н, окр. пос. Акташ, Курайский хребет, 2400 м над ур. м., субальпийский луг на склоне, 11 VII 1977, № 4723, Н. П.

38. *Trisetum sibiricum* Rupr. ssp. *sibiricum*. 2n=14. Улаганский р-н, окр. пос. Акташ, у Мертвого озера, на вырубке лиственничника, 10 VII 1977, № 4695, Н. П.

39. *Trisetum spicatum* ssp. *mongolicum* Hult. 2n=28. Улаганский р-н, окр. пос. Акташ, Курайский хребет, 2400 м над ур. м., субальпийский луг, 11 VII 1977, № 4721, Н. П.

T. spicatum ssp. *mongolicum* был ранее исследован на Памире (Соколовская, Пробатова, 1975); здесь нами получены совпадающие результаты. На Алтае (Курайский хребет, ущелье Taбожек) был исследован типовой подвид ssp. *spicatum*: 2n=28 (Соколовская, Пробатова, 1975). Тетраплоидное число хромосом 2n=28 — наиболее обычное (и наименьшее) в комплексе *T. spicatum* s. l. (секция *Trisetaera*). *T. altaicum* был повторно изучен на Алтае: ранее для этого вида на р. Казиниха было установлено такое же диплоидное число 2n=14 (Соколовская, Пробатова, 1975). Описанный с Алтая *T. altaicum* нами в последнее время рассматривается в составе особой подсекции *Agrostidea* секции *Trisetum* (Пробатова, 1978), виды которой характеризуются признаками, переходными к секции *Trisetaera* (мелкие пыльники, короткие и узкие метелки, приближающиеся к колосовидным, довольно густые дерновины). Отсюда *T. altaicum* как первичный диплоид, возможно, является одним из предков для *T. spicatum* s. l. У *T. sibiricum* s. str. на Алтае нами получено 2n=14, как и в других частях его обширного ареала (Соколовская, Пробатова, 1975, 1977б, 1978). Число 2n=24, указанное для «*Trisetum sibiricum*» с Алтая (Соколовская, Стрелкова, 1948), было следствием недоразумения, поскольку исследованный образец относится, как мы позднее установили, к *Achnatherum sibiricum*. Нами, таким образом, изучены числа хромосом у всех представителей рода *Trisetum*, встречающихся на Алтае.

Ниже приводим сведения об остальных злаках, изученных на Алтае А. П. Соколовской.

Anthoxanthum odoratum ssp. *alpinum* (A. et D. Löve) B. Jones et Meld. 2n=10. Склон к р. Чеган-Узун, 2000 м над ур. м., на галечнике, 5 VIII 1937, № 127, А. С., О. С.

Leymus paboanus (Claus.) Pilg. 2n=28. Курайский хребет, перевал Табожек, 2500 м над ур. м., берег речки, 2 VIII 1937, № 105, А. С., О. С. (уклоняется к *Psathyrostachys juncea*, возможно — гибрид).

Leymus ramosus (Trin.) Tzvel. 2n=28. Чуйская степь, пос. Кош-Агач, 1835 м над ур. м., засоленный луг, 25 VII 1937, № 23, А. С., О. С.

Leymus secalinus (Georgi) Tzvel. ssp *secalinus*. 2n=28. Чуйская степь, пос. Кош-Агач, 1835 м над ур. м., берег реки, 24 VII 1937, № 3, А. С., О. С.

Phleum alpinum L. 2n=28. Катунские Белки, на подступах к перевалу Казиниха, 1810 м над ур. м., берег р. Казинихи, 19 VIII 1937, № 148, А. С., О. С.

Данные о хромосомных числах, полученных на Алтае для *Milium effusum* L., *Paracolpodium altaicum* (Trin.) Tzvel. s. str., *Alopecurus alpinus* Smith s. str., *Stipa capillata* L. и *S. caucasica* ssp. *desertorum* (Roshev.) Tzvel., содержатся в наших публикациях (Соколовская, Пробатова, 1974, 1975, 1976, 1978).

Для *Catabrosa aquatica* (L.) Beauv. s. str. из Чуйской степи (Кош-Агач, 1835 м над ур. м., засоленный луг, 25 VII 1937, № 27, А. С., О. С.) было получено число хромосом 2n=40 (41—42), вошедшее в первую работу (Соколовская и Стрелкова, 1948). В настоящее время оно представляется нам следствием ошибки при фиксации, так как все последующие довольно многочисленные определения, как в других районах СССР, так и в целом по ареалу вида, выявляют 2n=20. Тем не менее желательно повторное изучение *C. aquatica* на Алтае (и даже в указанном местонахождении). Так, известен случай обнаружения 2n=40 в популяции 20-хромосомного вида *Glyceria alnasteretum* Kom. на Северных Курилах — о. Парамушир (Соколовская, Пробатова, 1973). У исследованного алтайского образца *Catabrosa aquatica* цветковые чешуи полностью лишены опушения.

Итак, несмотря на значительные различия в абсолютной высоте местообитаний (700—2400 м над ур. м.) и разнообразие растительности (от предгорной тайги до горных степей и пустынь, а также высокогорных лугов), исследованные нами злаки оказались преимущественно диплоидами (20 таксонов, в том числе 14 видов и подвидов — первичные диплоиды с 2n=14) и тетраплоидами (30 таксонов). Полиплоиды более высоких уровней (18 таксонов), очевидно, мало характерны для семейства злаков во флоре Горного Алтая, что может свидетельствовать в пользу значительной древности агростофлоры этого региона.

Авторы признательны руководителю Алтайской экскурсии И. М. Красноборову, а также Л. И. Малышеву, Л. И. Иваниной и всем членам Оргкомитета VII Совещания за предоставленную возможность значительно расширить наши представления о кариотаксономии злаков Горного Алтая.

ЛИТЕРАТУРА

Жукова П. Г., В. В. Петровский. 1976. Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки, 2. Бот. ж., 61, 7.

Жукова П. Г., А. Д. Тихонова. (1971). Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки. 1. Бот. ж., 56, 6.

Красноборов И. М. 1977. Новый вид рода *Helictotrichon* Bess. (*Poaceae*) из Тувинской АССР. Бот. ж., 62, 6.

Красноборов И. М., Л. И. Иванина. 1977. Путеводитель ботанической экскурсии в Горный Алтай. VII Всесоюзн. совещ. по вопр. изучен. и освоен. флоры и раст. высокогорий, 5—7 июля 1977 г., Новосибирск (Тез. докл.). Новосибирск.

Крогулевич Р. Е. 1971. Роль полиплоидии в генезисе высокогорной флоры Станового нагорья. В кн.: Экология флоры Забайкалья. Иркутск.

Малахова Л. А. 1971. Число хромосом высокогорных растений Западного Саяна. Научн. докл. высш. школы (Биол. науки), 1.
Петровский В. В., П. Г. Жукова. 1978. Цитотаксономический обзор однодольных растений острова Врангеля. Бот. ж., 63, 9.
Пробатова Н. С. 1974. О новом роде *Arctopoa* (Griseb.) Probat. (*Poaceae*). Нов. сист. выш. раст., 11. — 1976. Новые и редкие злаки из Восточной Сибири и Дальнего Востока. Нов. сист. высш. раст., 13. — 1978. К систематике кавказских видов *Trisetum* Pers. и *Koeleria* Pers. Нов. сист. выш. раст., 15.
Пробатова Н. С., А. П. Соколовская. 1978. Хромосомные числа и таксономия некоторых злаков Кавказа. Бот. ж., 63, 8.
Ростовцева Т. С. 1977. Числа хромосом некоторых видов растений юга Сибири. II. Бот. ж., 62, 7.
Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. 1973. Числа хромосом дальневосточных видов *Glyceria* R. Br. Бот. ж., 58, 9. — 1974. Числа хромосом некоторых видов *Alopecurus* L. флоры СССР. Вестн. ЛГУ, 21, сер. биол., 4. — 1975. Хромосомные числа некоторых злаков (*Poaceae*) флоры СССР. I. Бот. ж., 60, 5. — 1976. К кариологической характеристике родов *Milium* L. и *Holcus* L. (*Poaceae*). Бот. ж., 61, 7. — 1977а. К кариологическому изучению рода вейник *Calamagrostis* Adans. (*Poaceae*) в СССР Бот. ж., 62, 9. — 1977б. Кариологическое исследование злаков (*Poaceae*) южной части советского Дальнего Востока. Бот. ж., 62, 8. — 1978. Хромосомные числа некоторых злаков (*Poaceae*) флоры СССР. II. Бот. ж., 63, 9.
Соколовская А. П., О. С. Стрелкова. 1948. Географическое распределение полиплоидов. II. Исследование флоры Алтая. Учен. зап. Пед. инст. им. Герцена, 66.
Хромосомные числа цветковых растений. 1969. Под ред. Ан. А. Федорова.
Цвелев Н. Н. 1972. Новые таксоны злаков (*Poaceae*) флоры СССР. Нов. сист. высш. раст., 9. — 1973. Обзор видов трибы *Triticeae* Dum. семейства злаков (*Poaceae*) во флоре СССР. Нов. сист. высш. раст., 10. — 1975, Конспект злаков (*Poaceae*) флоры СССР, I. Нов. сист. высш. раст., 12. — 1976. Злаки СССР. Л.
Юрцев Б. А., П. Г. Жукова. 1978. Цитотаксономический обзор однодольных востока Чукотского полуострова. Бот. ж., 63, 8.
Gervais C. 1973. Contribution à l'étude cytologique et taxonomique des avoines vivaces (g. *Helictotrichon* Bess. et *Avenochloa* Holub). Mém. Soc. Helvét. Sci. Nat. (Zürich), 88.
Holub J. 1977. Notes on some species of *Avenula* and *Helictotrichon*. Preslia (Praha), 49.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР, Владивосток,
Ленинградский государственный университет.

Получено 26 IV 1979.

SUMMARY

Chromosome numbers of 39 species and subspecies of grasses (*Poaceae*) of the Mountain Altai flora (20 genera) have been studied. 10 taxa belonging to the genera *Beckmannia*, *Elymus*, *Elytrigia*, *Festuca*, *Helictotrichon*, *Koeleria* and *Poa* were first studied karyologically. Predominance of diploids and tetraploids among grasses of Mountain Altai have been established. The chromosome numbers obtained are discussed in relation to systematic position of the Mountain Altai representatives of the family and to their geographical distribution.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.3 : 581.47

В. В. Черник

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И РАЗВИТИЯ ПЕРИКАРПИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВ *ULMACEAE* И *CELTIDACEAE*

V. V. CHERNIK. PECULIARITIES OF STRUCTURE AND DEVELOPMENT OF THE PERICARP OF THE REPRESENTATIVES OF THE FAMILY *ULMACEAE* AND *CELTIDACEAE*

Исследование плодов у представителей пяти родов *Ulmaceae* и семи родов *Celtidaceae* на различных стадиях развития позволило выделить два типа строения перикарпия соответственно двум семействам. Наиболее четкие различия между ильмовыми и каркасовыми прослеживаются по строению и формированию слоя механической ткани. У *Ulmaceae* (*Ulmus*, *Holoptelea*, *Hemiptelea*, *Zelkova*, *Phyllostylon*) перикарпий состоит из четырех слоев клеток (наружная эпидерма, средний слой, слой механической ткани, внутренняя эпидерма). Слой механической ткани образуется за счет клеток субэпидермальной зоны среднего слоя стенки завязи, граничащих с внутренней эпидермой. Перикарпий большинства родов *Celtidaceae* (*Trema*, *Parasponia*, *Lozanella*, *Aphananthe*, *Gironniera*) состоит из трех слоев клеток (наружная эпидерма, средний слой, слой каменистой ткани). Каменистая ткань образуется за счет клеток внутренней эпидермы. Только у *Celtis* и *Pteroceltis* в связи с наличием двух слоев каменистой ткани перикарпий четырехслойный.

Анатомическое строение околоплодника (перикарпия) давно привлекает внимание исследователей. Большой вклад в изучение анатомического строения плодов внесли отечественные ботаники (Александров, Савченко, 1941, 1949, 1951; Александров, 1946; Александров, Александрова, 1948, 1951; Артюшенко, Коновалов, 1951; Коновалов, Артюшенко, 1951; Вихирева, 1952; Матиенко, 1961, 1963, 1967, 1970; Комар, 1966, и др.).

Большое число работ по изучению анатомического строения перикарпия было проведено с целью решения спорных вопросов систематики, где анатомо-карпологический метод исследования имеет большое значение. Многие вопросы систематики *Ulmaceae* и *Celtidaceae* являются спорными (обзор таксономических построений различных авторов приведен в работе И. А. Грудзинской, 1967). И в этом плане сведения по анатомическому строению перикарпия у представителей этих семейств могут представлять определенный интерес. В настоящее время эти сведения ограничиваются главным образом работой Г. П. Белостокова (1965), в которой приводится описание перикарпия зрелого плода *Ulmus laevis* (как *U. pedunculata*); некоторые данные приведены в работе К. К. Зажурило (1945).

Материал и методика исследования

Изучены представители пяти родов *Ulmaceae* (*Ulmus*, *Holoptelea*, *Hemiptelea*, *Zelkova*, *Phyllostylon*) и семи родов *Celtidaceae* (*Celtis*, *Pteroceltis*, *Trema*, *Parasponia*, *Lozanella*, *Aphananthe*, *Gironniera*). Исследовали фиксированный и гербарный материалы. Сведения о времени и месте сбора материала приведены в таблице.

Основные исследования проведены на постоянных сериальных анатомических препаратах, приготовленных по общепринятой цитологи-

Вид	Гербарный материал	Фиксированный материал *
Ulmus glabra Huds.		Ботанический институт АН СССР, Ленинград. Апрель 1973—июнь 1974.
U. laevis Pall.		Там же.
U. campestris L.		Главный ботанический сад АН СССР, Москва. Май 1973, 1974.
Holoptelea integrifolia (Roxb.) Planch.	*Ulmus integrifolia* Roxb. Baterampur. 24 March 1811, n° 3547. LE	
Hemiptelea davidii (Hance) Planch.		Центральный ботанический сад АН ГССР, Тбилиси; Сухумский ботанический сад, Сухуми. Апрель 1973—ноябрь 1974.
Zelkova carpinifolia (Pall.) C. Koch		Аджаметский государственный заповедник (ГССР, с. Варцихе). Май 1974. Склоны предгорий Талышского хребта, близ с. Сивакаран, АзССР. Апрель—август 1974.
Phyllostylon brasiliense Capanema	*Phyllostylon rhamnoides* (Poiss.) Taub. Argentina, prov. Tucuman. October, 1941; n° 3924. T. Meyer. LE	Куба, пров. Орьенте, Майси. Февраль 1973.
Celtis glabrata Stev.		Склоны предгорий Зангезурского хребта, близ с. Легваз, АрмССР; прибрежные склоны к р. Басит-чай, в 25 км от г. Зангелан, АзССР. Апрель—май 1974.
C. caucasica Willd.		Там же; истоки р. Чулинки, около пос. Чули, ТССР. Июнь 1972.
Pteroceltis tatarinowii Maxim.	China, prov. Kansu. 26.05.1875. Dr. Piaserzky. LE. Китай, пров. Чжили, окр. Пекина, горы Похуашань. 1850—1858. С. И. Базилевский. LE	
Trema lamarckiana (Roem. et Schult.) Blume	Plants of Dominican Rep., La Ceiba, distr. of Salaneta, prov. of Monte Cristy. 15.10.1830. n° 473. E. J. Valeur. LE	Куба, пров. Орьенте. Февраль 1973.
T. micrantha (L.) Blume	Plants of Tropical Florida. 3 miles N. W. of Pinecrest. 29.03.1933. n° 7582. Hugh O'Neill. LE	
T. orientalis (L.) Blume		Главный ботанический сад АН СССР, Москва. Апрель, май 1973—1974.
Parasponia andersonii (Planch.) Planch.	Plants of Fiji. Viti Levu. Mba: Northern portion of Mt. Evans Range. 9—12.05.1947. n° 4299. A. C. Smith. LE	
Lozanella enanthiophylla (Donn.-Sm.) Killip, Morton.	Plants of Panama. Prov. de Chiriqui Palo, just coast of Boquete. 23.07.1959. n° 1047. W. L. Stern, K. L. Chambers, J. D. Dwyer, J. E. Ebinger. LE	
Aphananthe aspera Planch.	Kobe City, Hyogo Pref. May, 1922. n° 19744. T. Mokino. LE. Flora of Japan. Hondo: Ishibashi in Settsu. 27.07.1952. n° 618. M. Togasi. LE	
A. curranii (Merr.) Grudz.	*Gironniera curranii* Merr. Philippine plants. Prov. Leyte, Palo. Isl. Leyte. Jan. 1906. n° 7281. A. D. E. Elmer. LE	

Вид	Гербарный материал	Фиксированный материал *
A. philippinensis Planch.	Flora of Philippines. Prov. Cagayan, Luzon. Mar, 1909. n° 14817. H. W. Darling. LE	
Gironniera nervosa Planch.	Flora of the Malay Peninsula. July, 1844. n° 10389. Dr. King's Coll. LE	
G. subaequalis Planch.	Plantae austro-sinenses. Kuangtung, Ting-hu-shan, 90 km west Canton-Baum. 28.10.1959. n° 1587. C. H. Wang, J. Helm, J. Schultze-Motel. LE. Flora of Sumatra. Masihi Forest Reserve. Asahan. Oct.-Nov., 1932. n° 4227. B. A. Krukoff. LE. Plants of Hainan. Alt. about 1700 ft. 1933. n° 70105. F. C. How, N. K. Chun. LE	

* Фиксированный материал из Республики Куба был собран И. А. Грудзинской во время экспедиции в 1973 г.

ческой методике. Гербарный материал предварительно разваривали в воде в течение 5—20 мин или выдерживали в размягчающей смеси (спирт, глицерин, вода в соотношении 1 : 1 : 1) в течение 15—30 дней.

Поперечные и продольные срезы зрелых плодов в большинстве случаев были получены с помощью замораживающего микротома. Затем срезы помещали в глицерин или использовали канадский бальзам с целью получения постоянных анатомических препаратов.

Окраска срезов проводилась в основном по методике Е. С. Аксенова (1967), а также красителями, дающими характерную реакцию на одревеснение. Рисунки выполняли с помощью рисовального аппарата РА-4, а микрофотографии — с помощью микроскопа МБИ-11 и микрофотонасадки к микроскопу «Nf». Микрометрические измерения осуществляли с помощью винтового окулярного микрометра МОВ-1-15.

Толщина срезов 7, 10, 13 («парафиновые» срезы) или 20, 30 мкм (срезы на замораживающем микротоме).

Следует сказать несколько слов о терминологии. Согласно большинству ботанических руководств, в стенке плода обычно выделяют три основных слоя: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий. Однако поскольку границы между экзо-, мезо- и эндокарпием нередко условны и к тому же иногда экзо- и эндокарпий приходится ограничивать лишь слоями клеток наружной и внутренней эпидермы, многие современные исследователи в названии слоев стенки плода используют их анатомо-морфологическую характеристику. Б. Т. Матиенко (1970) разработал вопрос о гистологической зональности плодовой оболочки и дал названия определенным зонам и подзонам, которые мы будем применять в своей работе. В то же время термины «экзо-, мезо- и эндокарпий» очень удобны в описании перикарпия костянки (тип плода, характерный для всех представителей *Celtidaceae*). Термин «эндокарпий» в литературе широко употребляется как синоним четко обособленного слоя сильно одревесневших клеток (косточки), а «мезокарпий» — как синоним слоя мякоти косточковых плодов.

Результаты исследования и их обсуждение

Перикарпий у представителей *Ulmaceae* и *Celtidaceae* образуется в результате разрастания и дифференциации тканей стенки завязи. Ткани других частей цветка не принимают участия в формировании перикарпия.

Основная часть перикарпия формируется за счет ткани фертильного плодолистика псевдомономерного синкарпного гинецея. Второй плодо-

листик сильно редуцирован (Bechtel, 1921; Eckardt, 1937; Тахтаджян, 1966; Грудзинская, 1967; Cronquist, 1968, и др.).

Исследования показали, что в строении и развитии перикарпия изученных представителей выделяются два типа соответственно семействам *Ulmaceae* и *Celtidaceae*.

Тип «Ulmaceae»

Основные исследования были проведены на примере *Ulmus glabra*, *U. laevis*, *Hemiptelea davidii*, *Zelkova carpinifolia*. Плоды этих видов изучали на различных стадиях развития (от завязи до зрелого плода). По другим видам (*Ulmus campestris*, *U. pumila*, *Holoptelea integrifolia*, *Phyllostylon brasiliense*) получены сведения главным образом о строении перикарпия зрелого плода.

Ulmus. На ранних стадиях развития цветка (еще в почке) стенка завязи у *Ulmus glabra* и *U. laevis* состоит из нескольких слоев клеток: наружная эпидерма, средний слой, внутренняя эпидерма (рис. 2, *1* — см. вклейку). Наружная эпидерма слабо дифференцированна — ее клетки несколько крупнее, расположены более упорядоченно и покрыты сверху слоем кутикулы. Средний слой представлен несколькими рядами клеток с интенсивно окрашиваемой цитоплазмой. В пределах этого слоя начинают формироваться проваскулярные элементы проводящей системы гинецея. На ранних стадиях наиболее четко отграничена от основной массы тканей внутренняя эпидерма, отличающаяся утолщенными оболочками клеток.

Сходное строение стенки завязи сохраняется и в период цветения. Гиподерма, слабо выраженная на ранних стадиях, в этот период хорошо заметна. Средний слой пронизан большим количеством проводящих пучков.

К концу цветения четко выделяется однорядная зона субэпидермальных клеток среднего слоя, граничащих с внутренней эпидермой (рис. 2, *2*). Клетки субэпидермальной зоны среднего слоя на ранних стадиях дифференциации характеризуются четким линейным расположением, а также содержат густую цитоплазму, что в значительной мере свидетельствует о высоком уровне процессов жизнедеятельности в них. В последующем оболочки клеток субэпидермальной зоны сильно утолщаются и выполняют функцию защиты семени от повреждений (слой механической ткани) (рис. 2, *3*, *4*). Клетки этого слоя интенсивно окрашиваются красителями, дающими характерную реакцию на одревеснение.

Плоды *Ulmus* — хороший пример приспособления к анемохории. Это связано с развитием крыльев или интенсивного длинноволоскового опушения. О специализации к анемохории свидетельствуют и признаки анатомического строения перикарпия. Небольшие межклетники, часто встречающиеся в ткани среднего слоя стенки завязи, по мере развития плода постепенно увеличиваются (рис. 2, *3*), а у зрелых плодов имеют вид очень крупных воздухоносных полостей (рис. 2, *4*). Межклетники перикарпия *Ulmus* схизогенного происхождения и образуются вследствие расхождения оболочек клеток паренхимы, первоначально вплотную примыкавших одна к другой.

Одним из анатомических признаков специализации плодов *Ulmus* к анемохории является также наличие очень тонкого по сравнению с другими родами слоя механической ткани, граничащего с внутренней эпидермой (рис. 2, *3*, *4*). Толщина этого слоя у *Ulmus glabra*, *U. laevis* и *U. pumila* равна в среднем 10—17 мкм, что составляет лишь 5—10% от толщины всего перикарпия.

Таким образом, перикарпий зрелого плода *Ulmus* состоит из следующих слоев: наружная эпидерма, средний слой (слой тонкостенных паренхимных клеток с крупными воздухоносными полостями), слой механической ткани и внутренняя эпидерма (рис. 2, *4*).

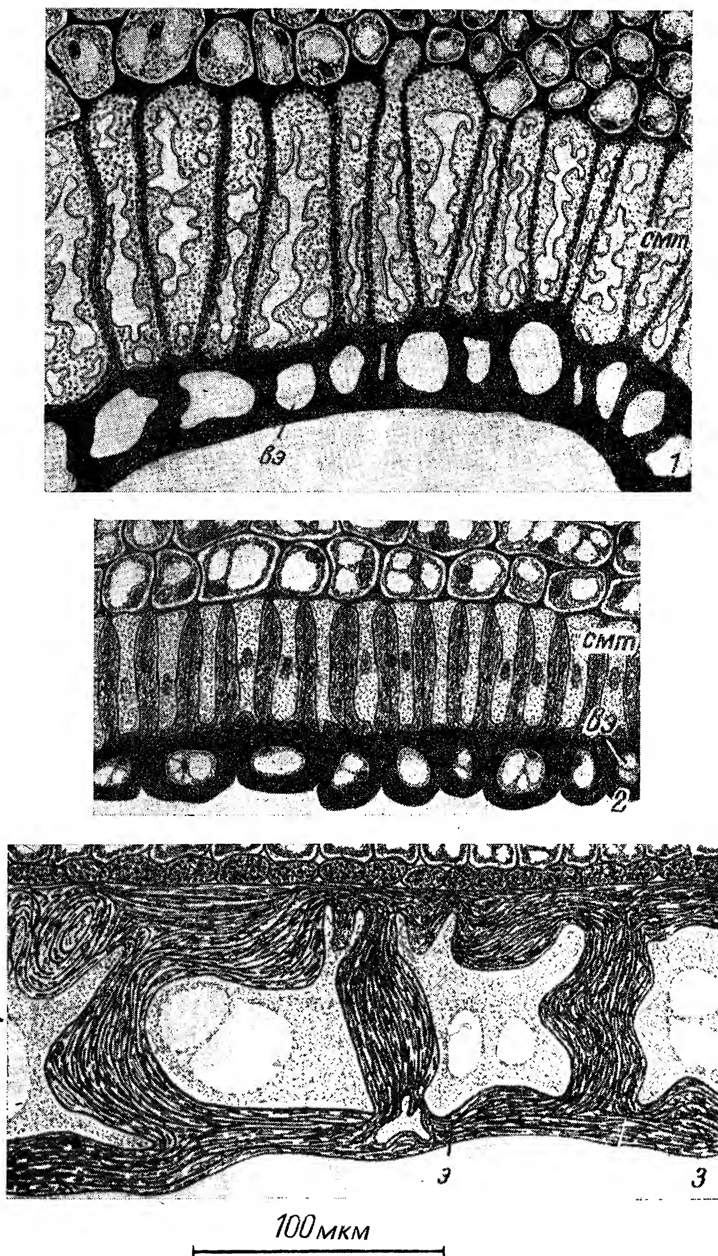


Рис. 1. Анатомическое строение перикарпия у представителей *Ulmaceae* и *Celtidaceae*.

Поперечные срезы зрелых плодов *Hemiptelea davidii* (*1*), *Phyllostylon brasiliense* (*2*), *Trema orientalis* (*3*). *вэ* — внутренняя (нижняя) эпидерма, *смт* — слой механической ткани, *э* — эндокарпий.

Аналогичное строение перикарпия у *Holoptelea integrifolia* — представителя рода, очень близкого к *Ulmus*. Род *Holoptelea* объединяет два вида, естественно произрастающих в тропиках Азии (*H. integrifolia*) и Африки (*H. grandis*).

Hemiptelea. Стенка завязи у *Hemiptelea davidii* образована плотно сомкнутыми паренхимными клетками со слегка утолщенными оболочками. Внутренняя эпидерма дифференцируется на очень ранних стадиях. Наружная эпидерма покрыта сверху тонким слоем кутикулы; гиподерма почти не выражена.

Слой механической ткани перикарпия у *Hemiptelea* (рис. 3, *1* — см. вклейку) также образуется в результате склерификации ряда паренхимных клеток среднего слоя, граничащих с внутренней эпидермой.

Клетки слоя механической ткани вытянуты в радиальном направлении. На тангентальных срезах их очертания округлые (рис. 3, *2*). Оболочки склереид утолщены крайне неравномерно, поэтому полости клеток сильно извилистые, с многочисленными боковыми ходами (рис. 1, *1*). Поры сильно отличаются одна от другой по своим размерам и форме. Сходный с *Hemiptelea* характер склерификации клеток механического слоя наблюдается у *Ulmus* и *Zelkova*, при этом у *Ulmus* и *Zelkova* почти вся полость склереиды заполнена плотным материалом оболочки. Слой механической ткани перикарпия *H. davidii*, как и у представителей *Ulmus*, обычно однорядный. Только на небольших участках перикарпия, чаще в районе расположения дорсального пучка фертильного плодолистика, формируется дополнительный ряд механических клеток.

Несмотря на преобладающую однорядность, толщина механического слоя у перикарпия *H. davidii* довольно значительная (от 50 до 150 мкм на различных участках), что составляет 30—50% от толщины всего перикарпия. Помимо слоя механической ткани, значительную роль в защите семени играет и средний слой (главным образом его внутренняя часть), ткани которого не содержат воздухоносных полостей, а клетки расположены плотно и имеют сильно утолщенные неодревесневшие оболочки. Сильно утолщаются также оболочки клеток внутренней эпидермы (рис. 3, *1*). Сверху перикарпий покрывается очень толстой кутикулой. Все это придает околоплоднику *Hemiptelea* твердость. Этому способствует также интенсивное развитие крупных проводящих пучков, имеющих мощную механическую обкладку, твердые и крепкие волокна которых расположены в среднем слое (рис. 3, *1*).

Zelkova. По строению перикарпия *Zelkova carpinifolia* близка к *Hemiptelea davidii*. Сходство в строении проявляется и на ранних, и на более поздних стадиях. Вместе с тем плодам *Zelkova* присущи специфические особенности.

В стенке завязи можно выделить несколько слоев: наружная эпидерма, средний слой с хорошо выраженной субэпидермальной зоной, внутренняя эпидерма (рис. 3, *3*). Гиподерма, первоначально однорядная, в дальнейшем становится 2-, 3- (4)-рядной.

Слой механической ткани у *Zelkova* многорядный, развит более сильно, чем у *Hemiptelea* (рис. 3, *5*, *6*). Формирование механического слоя начинается с одревеснения первоначально тонкостенных паренхимных клеток, граничащих с внутренней эпидермой (рис. 3, *3*).

«Очаг склерификации» расположен в верхней части плода, где прикреплена семяпочка. Затем процесс одревеснения субэпидермальных паренхимных клеток распространяется к нижним частям плода (рис. 3, *5*). Одновременно склерификации подвергаются и расположенные более периферически клетки среднего слоя перикарпия формирующегося плода (рис. 3, *4*). В результате возникает прочный механический футляр (рис. 3, *6*). Толщина его одинаковая как в районе расположения дорсального пучка фертильного плодолистика, так и на других участках перикарпия и равна в среднем 200 мкм. Защитную функцию выполняет также внутренняя эпидерма, состоящая из клеток с сильно утолщенными оболочками (рис. 3, *5*). Утолщены также оболочки клеток паренхимы, гиподермы и наружной эпидермы. В паренхимной ткани расположены многочисленные проводящие пучки с мощными механическими обкладками (рис. 3, *5*). Все это способствует образованию плотного кожистого перикарпия.

При сопоставлении строения перикарпия всех исследованных представителей *Ulmaceae* нетрудно заметить ряд общих признаков наряду со специфическими особенностями, характерными для каждого рода. Перикарпий зрелого плода *Ulmaceae* состоит из четырех слоев клеток (наружная эпидерма, средний слой, слой механической ткани, внутренняя эпидерма). Основное сходство также проявляется в том, что слой механической ткани (однорядный у *Ulmus* и *Holoptelea*, двухрядный на отдельных участках у *Hemiptelea* и многорядный у *Zelkova*) образуется за счет клеток стенки завязи, прилегающих к внутренней эпидерме. Эти общие

закономерности прослеживаются и у *Phyllostylon brasiliense* (рис. 2, *5*, *6*) — представителя небольшого рода, естественно произрастающего в тропиках Нового Света (бразильский и карибский флористические районы). Склереиды однорядного слоя механической ткани перикарпия *Phyllostylon* вытянуты в радиальном направлении с довольно равномерно утолщенными оболочками, пронизанными немногочисленными поровыми каналами (рис. 1, *2*).

С другой стороны, анатомические признаки, свидетельствующие о специализации перикарпия к анемохории, наиболее четко выражены только у *Ulmus* и *Holoptelea*. У *Hemiptelea*, *Zelkova* и *Phyllostylon* перикарпий твердый, кожистый, лишен воздухоносных полостей; составляющие его клетки имеют утолщенные оболочки. В ткани перикарпия сильно развиты многочисленные проводящие пучки, имеющие мощные механические обкладки. У этих родов значительно лучше развит слой механической ткани. Как уже отмечалось, его толщина (мкм) в среднем равна: у *Zelkova* — 200, у *Hemiptelea* — 100—150, у *Phyllostylon* — 35—45, у *Holoptelea* — 15—20; у *Ulmus* — 10—17. Это составляет около 15% от общей толщины перикарпия у *Phyllostylon*, 30—50% — у *Hemiptelea* и 40—50% — у *Zelkova*. У *Ulmus* и *Holoptelea* толщина механического слоя составляет только 5—10% от общей толщины перикарпия.

Тип «Celtidaceae»

На различных стадиях развития исследованы плоды *Celtis caucasica*, *C. glabrata*, *Trema orientalis*, *T. lamarckiana*. Строение перикарпия зрелого плода исследовано у *Pteroceltis tatarinowii*, *Parasponia andersonii*, *Lozanella enanthiophylla*, *Aphananthe aspera*, *A. curranii*, *Gironniera subaequalis* и других видов.

У всех *Celtidaceae* в отличие от *Ulmaceae* слой механической ткани перикарпия сформирован в виде косточки (эндокарпия), окруженной слоем мезокарпия. Характерной особенностью перикарпия типа Celtidaceae является также то, что клетки среднего слоя стенки завязи, граничащие с внутренней эпидермой, в процессе развития плода остаются тонкостенными и не участвуют в образовании механической ткани, как это свойственно для перикарпия типа Ulmaceae.

Строение защитного слоя (эндокарпия) и происхождение его слоев различно в пределах сем. *Celtidaceae*. Процесс формирования каменистой ткани и перикарпия в целом рассмотрим на примере представителей родов *Trema* и *Celtis*.

Trema. Стенка завязи *Trema orientalis* образована тонкостенными, плотно расположенными паренхимными клетками. Четко выделяются наружная и внутренняя эпидерма; в среднем слое обособляется самый внутренний ряд клеток, граничащий с внутренней эпидермой (рис. 4, *1* — см. вклейку). Гиподерма почти не выражена. В процессе развития плода паренхимные клетки среднего слоя сильно увеличиваются в размерах и образуют мякоть плода (мезокарпий) (рис. 4, *2*).

Эндокарпий плодов *Trema orientalis* однослойный, возникает в результате глубоких структурных изменений клеток внутренней эпидермы (рис. 4, *2*). Он состоит из ряда крупных прямоугольных клеток с сильно одревесневшими оболочками (рис. 1, *3*), имеющими концентрическую слоистость склеренхимной ткани. Границы между клетками трудно различимы. Толщина эндокарпия составляет в среднем 100 мкм.

Аналогично развивается эндокарпий и у *Trema cannabina*, *T. aspera*, *T. micrantha*, *T. lamarckiana*.

Мякоть плодов *Trema* бесцветна. В клетках наружной эпидермы часто откладываются пигментированные вещества (рис. 4, *2*), что придает зрелым плодам *T. orientalis* темно-коричневую или черную окраску. Слой кутикулы, покрывающий сверху плод, в процессе его развития утолщается.

Паренхимные клетки, прилегающие к внутренней эпидерме (субэпидермальная зона среднего слоя стенки завязи), при развитии плода остаются тонкостенными (рис. 4, *2*).

C e l t i s. Эндокарпий плодов представителей рода *Celtis* (*C. caucasica*, *C. glabrata*, *C. australis*) формируется иным путем и имеет более сложное строение, чем у *Trema*. В образовании эндокарпия (каменистой ткани перикарпия) *Celtis*, помимо внутренней эпидермы, принимают участие клетки среднего слоя стенки завязи.

Стенка завязи развивающегося цветка *C. caucasica* изнутри и снаружи ограничена двумя слоями эпидермы (рис. 4, *4*). Средний слой стенки завязи пронизан многочисленными проводящими пучками (рис. 4, *5*). Изнутри полость гнезда завязи выстлана слоем кутикулы. Так же в этот период из массы клеток среднего слоя обособляется ряд клеток, граничащих с внутренней эпидермой (рис. 5, *1* — см. вклейку).

В конце цветения и во время начальных стадий плодоношения начинается дифференциация первоначально гомогенной (рис. 5, *1*) паренхимы среднего слоя, расположенной по обе стороны от проводящих пучков.

Периферическая по отношению к проводящим пучкам зона среднего слоя образует мякоть плода (рис. 5, *2*). В период интенсивного роста плода клетки этой зоны сильно увеличиваются в размерах. Мелкие клетки сохраняются главным образом на границе с наружной эпидермой и образуют гиподерму. Увеличивающиеся в размерах паренхимные клетки накапливают большое количество запасных питательных веществ (рис. 5, *4*). Оболочки их очень тонкие, клетки наполнены клеточным соком.

Противоположный процесс происходит во внутренней зоне среднего слоя перикарпия растущего плода, расположенной вовнутрь от проводящих пучков. Клетки остаются мелкими (хотя несколько и увеличиваются в размерах), с сильно утолщенными стенками. Только в центре клетки сохраняется небольшая полость, от которой во все стороны отходят поровые каналы (рис. 5, *5*). За счет этих клеток и образуется основная масса каменистой ткани эндокарпия, его наружный слой. Таким образом, наружный слой каменистой ткани эндокарпия *Celtis* мезокарпного происхождения и возникает в результате структурных изменений клеток, относящихся к среднему слою (рис. 5, *4*, *5*). Участие каменистой ткани мезокарпного происхождения в образовании эндокарпия наблюдается у многих растений, в частности в подсем. *Prunoideae* сем. *Rosaceae* (Тутаюк, Рзаев, 1959, 1961).

Наружный слой каменистой ткани эндокарпия *Celtis caucasica* и *C. glabrata* очень твердый и играет основную роль в защите семени. Толщина его составляет в среднем 600—800 мкм. На его поверхности образуются «выросты» каменистой ткани, формирующие очень характерную для косточек *Celtis* поверхностную скульптуру, которая у некоторых видов имеет своеобразный рисунок и используется как диагностический признак. Поскольку наружный слой каменистой ткани эндокарпия и мезокарпий образуются из общего слоя ткани, граница между ними на ранних стадиях дифференциации слабо выражена и становится очень четкой только у зрелых плодов.

В зрелых плодах *Celtis* защитную функцию выполняет и внутренний слой каменистой ткани эндокарпия, состоящий из одного ряда клеток с сильно утолщенными стенками (рис. 5, *6*). Этот слой возникает в результате глубоких цито-анатомических преобразований внутренней эпидермы стенки завязи (рис. 5, *3*, *4*). Однако его толщина равна только 50—80 мкм, что составляет обычно меньше десятой части от толщины всего эндокарпия.

Между наружным и внутренним слоями каменистого перикарпия *Celtis* имеется один ряд мелких (толщиной около 10 мкм) клеток, остающихся тонкостенными в процессе развития плода (рис. 5, *6*). По происхождению они являются клетками субэпидермальной зоны среднего слоя стенки завязи.

Исследования перикарпия в процессе его развития у представителей родов *Trema* и *Celtis* показали наличие двух разновидностей строения эндокарпия у *Celtidaceae*: а) эндокарпий состоит из одного слоя каменистой ткани, б) эндокарпий состоит из двух слоев клеток каменистой ткани (наружного и внутреннего). В связи с этим интересно узнать, к какой

из этих разновидностей костянки относятся плоды других представителей *Celtidaceae*.

У *Pteroceltis tatarinowii* — представителя монотипного рода, эндемика японо-китайского флористического района — эндокарпий зрелого плода многослойный. Его наружный слой образуется в результате дифференциации паренхимных клеток среднего слоя стенки завязи, как это наблюдается у *Celtis*. Изнутри гнездо плода у представителей этих родов выстилается внутренним слоем каменистой ткани перикарпия (дериват внутренней эпидермы стенки завязи). Между двумя слоями каменистой ткани перикарпия сохраняется ряд тонкостенных паренхимных клеток.

У представителей тропических флористических районов — *Aphananthe* (*A. aspera*, *A. cuspidata*, *A. philippinensis*, *A. curranii*), *Gironniera* (*G. subaequalis*, *G. nervosa*, *G. celtidifolia*), *Parasponia* (*P. andersonii*, *P. parviflora*) и *Lozanella enanthiophylla* эндокарпий состоит из одного ряда каменистых клеток и возникает в результате структурных преобразований внутренней (нижней) эпидермы (рис. 4, *3*) стенки завязи, т. е. он однотипен с таковым у *Trema*.

Таким образом, перикарпий зрелого плода представителей большинства родов *Celtidaceae* (*Aphananthe*, *Gironniera*, *Trema*, *Parasponia*, *Lozanella*) состоит из трех слоев клеток: наружная эпидерма, средний слой (слой тонкостенных паренхимных клеток), слой каменистой ткани; только у *Celtis* и *Pteroceltis* перикарпий четырехслойный в связи с наличием двух слоев каменистой ткани.

Представители родов *Aphananthe* и *Gironniera* отличаются от других представителей семейства (*Trema*, *Parasponia*, *Lozanella*) своеобразным строением склереид эндокарпия. Так, у *Aphananthe cuspidata*, как и у других видов рода (*A. philippinensis*, *A. aspera*, *A. curranii*), склереиды сильно вытянуты в радиальном направлении, их радиальные и тангентальные стенки утолщены. При этом вторичные утолщения более сильно развиты на тангентальных стенках, обращенных к мезокарпию, чем на тангентальных стенках, обращенных внутрь плода.

Склереиды эндокарпия представителей *Gironniera* (*G. subaequalis*, *G. nervosa* и др.) также вытянуты в радиальном направлении, однако их тангентальные стенки утолщены в равной степени. Помимо этого, радиальные стенки склереид эндокарпия *Gironniera*, так же как и тангентальные, очень толстые в отличие от радиальных стенок склереид представителей *Aphananthe*. Например, их толщина у *Gironniera subaequalis* составляет в среднем 20 мкм, в то время как у *Aphananthe aspera* — только 3—4.

Определяя плоды представителей *Celtidaceae* как костянки, многие исследователи неоднократно подчеркивали морфологические различия плодов представителей разных родов семейства. Варьируют размеры плода, длина плодоножки, имеются (или отсутствуют) крылья, различной бывает консистенция мезокарпия (костянки более сочные или более сухие). Нередко отмечается, что у *Celtis*, *Aphananthe* и *Chaetacme* косточка очень твердая, а у *Trema*, *Parasponia* и *Lozanella* — тонкая и хрупкая. В основном это определяется толщиной слоя каменистой ткани. Так, например, у *Gironniera* (*G. nervosa*, *G. celtidifolia*, *G. subaequalis*) толщина эндокарпия составляет 200—400 мкм, у *Aphananthe* (*A. philippinensis*, *A. aspera*) — 150—900 мкм, а у *A. curranii* достигает даже 1200 мкм. Как уже отмечали, очень толстый наружный слой каменистой ткани эндокарпия развивается у представителей *Celtis* (600—800 мкм — у *C. caucasica*), в то время как у представителей *Trema*, *Parasponia* и *Lozanella* толщина эндокарпия только 40—100 и лишь иногда 150 мкм.

Как показали наши исследования, образование твердых косточек у *Celtidaceae* имеет разные причины. Оно может быть связано с радиальным разрастанием ряда клеток внутренней эпидермы стенки завязи (*Aphananthe*, *Gironniera*) или обусловлено участием в их формировании, помимо склереид, дериватов внутренней эпидермы, склереид, образованных за счет клеток среднего слоя (двухслойный эндокарпий *Celtis*).

Данные проведенного исследования подтверждают также вывод И. А. Грудзинской (1967) о том, что по основным диагностическим признакам представители сем. *Celtidaceae* стоят ближе к сем. *Moraceae* и к другим высокоподвинутым представителям порядка *Urticales*, чем к сем. *Ulmaceae*, с которым их нередко объединяли.

Как было показано выше, у представителей *Ulmaceae* слой механической ткани перикарпия формируется в результате склерификации паренхимных клеток стенки завязи, граничащих с внутренней эпидермой. У *Celtidaceae* слой механической ткани (эндокарпий или косточка) формируется именно за счет клеток внутренней эпидермы (только у *Celtis* и *Pteroceltis* имеется дополнительный слой клеток каменистой ткани эндокарпия мезокарпного происхождения), поэтому эндокарпий зрелых плодов всех *Celtidaceae* граничит непосредственно с семенем в отличие от слоя механической ткани плодов *Ulmaceae*, который отделен от семени рядом клеток внутренней эпидермы.

У наиболее широко известных представителей *Urticales*, так же как и у представителей *Celtidaceae*, в отличие от *Ulmaceae* в процессе развития плода склерифицируются клетки самых внутренних слоев околоплодника (*Laportea moroides*, *Maclura aurantica* и др.), а у представителей сем. *Cannabaceae* (*Cannabis sativa*, *Humulus lupulus*) механическая ткань околоплодника формируется только за счет клеток внутренней эпидермы (Kirchner et al., 1933; Артюшенко, Коновалов, 1951).

Выводы

1. В пределах рассматриваемых семейств выделены два типа развития и строения перикарпия соответственно двум семействам — *Ulmaceae* и *Celtidaceae*.

2. Наиболее четкие различия между *Ulmaceae* и *Celtidaceae* по признакам строения перикарпия прослеживаются в формировании слоя механической ткани.

У представителей *Ulmaceae* механический слой перикарпия образуется за счет клеток субэпидермальной зоны среднего слоя стенки завязи, прилегающих к внутренней эпидерме. У *Celtidaceae* субэпидермально расположенные клетки среднего слоя стенки завязи при развитии плодов остаются тонкостенными и не участвуют в образовании каменистой ткани перикарпия. Развитие слоя механической ткани перикарпия *Celtidaceae* происходит по иному типу, чем у *Ulmaceae*.

3. Зрелые плоды *Celtidaceae* в отличие от *Ulmaceae* характеризуются наличием косточки (эндокарпия). У большинства родов *Celtidaceae* эндокарпий однослойный или же состоит из двух слоев клеток каменистой ткани (наружного и внутреннего — *Celtis*, *Pteroceltis*):

а) однослойный эндокарпий *Celtidaceae* формируется только за счет клеток внутренней эпидермы стенки завязи.

б) у *Celtis* и *Pteroceltis* внутренний слой клеток каменистой ткани эндокарпия также образуется за счет клеток внутренней эпидермы, а наружный — за счет клеток, относящихся к среднему слою.

Наружный и внутренний слои каменистой ткани эндокарпия различаются по строению склереид и разделены однорядным слоем тонкостенных клеток.

4. Перикарпий зрелого плода представителей *Ulmaceae* состоит из четырех слоев клеток: наружная эпидерма, средний слой (слой тонкостенных паренхимных клеток), слой механической ткани, внутренняя эпидерма. Среди *Celtidaceae* перикарпий состоит из трех слоев клеток у *Aphananthe*, *Gironniera*, *Trema*, *Parasponia*, *Lozanella* — наружная эпидерма, средний слой, слой каменистой ткани (эндокарпий); у *Celtis* и *Pteroceltis* перикарпий четырехслойный в связи с наличием двух слоев каменистой ткани.

Автор благодарит за большую помощь сотрудников Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР И. А. Грудзинскую, М. И. Савченко и Г. А. Комар.

ЛИТЕРАТУРА

Аксенов Е. С. (1967). Новый метод окрашивания растительных тканей для приготовления постоянных анатомических препаратов. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 11. — Александров В. Г. (1946). О строении плодовой оболочки зерновки пшеницы. ДАН СССР, 40, 2. — Александров В. Г., О. Г. Александрова. (1948). Анатомия зерновки пшеницы. (Строение плодовой оболочки (перикарпия) у различных форм пшеницы). Тр. БИН АН СССР, сер. I, вып. 7. — Александров В. Г., О. Г. Александрова. (1951). Морфологическая характеристика колоса и зерна пшеницы. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, вып. 2. — Александров В. Г., М. И. Савченко. (1941). К вопросу об истории развития семенной кожуры зерновки злака. Бот. ж., 26, 2—3. — Александров В. Г., М. И. Савченко. (1949). Морфолого-анатомические особенности семянок сложноцветных из трибы *Anthemideae* как показатель условий их происхождения и местообитания. Бот. ж., 34, 2. — Александров В. Г., М. И. Савченко. (1951). Об особенностях истории развития плода и семени в семействе Сложноцветных. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, вып. 2. — Артюшенко З. Т., И. Н. Коновалов. (1951). Морфология плодов типа орех и орешек. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, вып. 2. — Белостоков Г. П. (1965). Анатомическое строение околоплодника некоторых древесных растений. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 4. — Вихирева В. В. (1952). Морфолого-анатомическое исследование плодов крушиновых. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, вып. 3. — Грудзинская И. А. (1967). *Ulmaceae* и обоснование выделения *Celtidoideae* в самостоятельное семейство *Celtidaceae* Link. Бот. ж., 52, 12. — Зажурило К. К. (1945). Сравнительная анатомия плодов вяза и птелеи. Тр. Воронеж. гос. унив., XIII. Научн. сообщ. и автореф., вып. 1. — Комар Г. А. (1966). Анатомические исследования строения и развития плодовой оболочки некоторых представителей семейства крыжовниковых (*Grossulariaceae*). В кн.: Анатомия и ультраструктура плодов. Кишинев. — Коновалов И. Н., З. Т. Артюшенко. (1951). Морфология плодов типа коробочка и ягода. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, вып. 2. — Матиенко Б. Т. (1961). Анатомия плода *Luffa cylindrica* (L.) Roem. Бот. ж., 46, 8. — Матиенко Б. Т. (1963). Микрокарпология тыквенных. Анатомия плодов бешеного огурца (*Ecballium elaterium* (L.) A. Rich.) и момордики (*Momordica charantia* L.). Бот. ж., 48, 9. — Матиенко Б. Т. (1967). Анатомия околоплодника чайота *Sechium edule* Sw. Бот. ж., 52, 8. — Матиенко Б. Т. (1970). Об отдельных различиях в гистологической зональности перикарпия крупных и мелких плодов тыквенных. В кн.: Структурные особенности крупных плодов. Кишинев. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. М.—Л. — Тутаюк В. Х., Г. А. Рзаев. (1959). Анатомо-морфологическое исследование костянки миндаля *Amygdalus communis* var. *typica* с твердой скорлупой. Изв. АН АзССР, сер. биол. и с.-х. наук, 5. — Тутаюк В. Х., Г. А. Рзаев. (1961). Анатомо-морфологическое исследование костянки миндаля с хрупкой скорлупой *Amygdalus communis* var. *fragilis*. Изв. АН АзССР, сер. биол. и мед. наук, 1. — Bechtel A. R. (1921). The floral anatomy of the *Urticales*. Amer. J. Bot., 8 : 386. — Cronquist A. (1968). The evolution and classification of flowering plants. Boston.— Eckardt Th. (1937). Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeceums. Nova Acta Leopold. 5, 26. — Kirchner O., E. Loew, W. Wangerin. (1933). Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Bd. 1, Abt. 1, Lief. 38/39.

Центральный ботанический сад АН БССР,
Минск.

Получено 17 II 1978.

УДК 581.84 : 581.44 : 665.347.4

Г. М. Борисовская, Е. Л. Трифонова

О СТРОЕНИИ СТЕБЛЯ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМ. *LAMIACEAE* В СВЯЗИ С ВОПРОСОМ ЭВОЛЮЦИИ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

G. M. BORISOVSKAYA, H. L. TRIFONOVA. ON THE STRUCTURE OF THE STEM OF SOME REPRESENTATIVES OF THE FAMILY *LAMIACEAE* IN CONNECTION WITH THE EVOLUTION OF LIFE FORMS

Изучено формирование побега у четырех видов многолетних трав умеренного климата и трех древесных представителей тропических и субтропических областей. У всех видов четное число пучков в узле связано с бифуркацией главной жилки и представляет собой модификацию трехпучкового узла. У древесных видов ниже чет-

вертого-шестого узлов формируется кольцо проводящих тканей, у травянистых — межпучковый камбий не образует проводящих элементов в связи с переходом к цветению и прекращением листообразования. Анатомические данные позволяют предполагать, что предковые формы в этом семействе были древесными растениями.

При характеристике сем. *Lamiaceae* обычно подчеркивают единообразие морфологии побегов: листорасположение супротивное или мутовчатое, молодые стебли, как правило, четырехгранные. Известно, что четырехгранная форма стебля у губоцветных связана с их анатомическим строением: вдоль ребер тянутся 4 крупных проводящих пучка, а вдоль граней — 4 мелких (Де-Бари, 1877, и др.). Среди более 3500 видов сем. *Lamiaceae*, распространенных во всех климатических зонах, есть однолетние и многолетние травянистые растения, кустарники, полукустарники, лианы и даже невысокие деревья (Тахтаджян, 1966). Около 67% видов представлены травянистыми жизненными формами. Губоцветные умеренного климата — преимущественно многолетние и однолетние травы. Анатомы, описывавшие ранее пучковое строение стелы губоцветных, исследовали побеги только травянистых растений. Мы расширили круг объектов, изучая не только травянистые, но и древесные растения, с тем чтобы, с одной стороны, выявить, насколько типично восьмипучковое строение стебля для губоцветных, а с другой, — чтобы иметь материал для обсуждения вопроса об исходном типе жизненной формы в сем. *Lamiaceae* и путях ее изменения.

Нами изучено развитие структуры побега у четырех видов травянистых многолетников умеренного климата, собранных в ботаническом саду Ленинградского государственного университета: *Lamium purpureum* L., *Mentha piperita* L., *Origanum vulgare* L., *Stachys vulgare* L., и трех древесных представителей тропических и субтропических областей: *Moschosma riparium* Hochst., полученной из оранжереи ЛГУ, *Siderites macrostachys* Poir. — из оранжереи БИН АН СССР и *Phlomis fruticosa* L., собранного в дендрарии совхоза «Южные культуры» (г. Адлер). Срезы делали по длине однолетнего побега, начиная с верхушки; у древесных растений, кроме того, изучали строение 3—5-летних веток. Для обсуждения вопроса о более древней жизненной форме в сем. *Lamiaceae* мы исследовали не только формирование стелы стебля у древесных и травянистых растений, но и строение древесины стебля травянистого растения и первого годичного прироста древесных видов.

Результаты исследования

Строение узла *Mentha piperita*, как и других изученных губоцветных, в основных чертах сходно с описанным ранее для *Coleus blumei* Benth. (Борисовская, Пак, 1976). Главная и две очень узкие боковые жилки мяты перечной в зоне листового подножия сливаются, и в коровой части узла листовой след представлен одним массивным пучком, который до слияния с проводящими тканями стелы бифуркирует, разделяясь узкой паренхимной щелью. При заложении примордиев первой пары листьев в стебле развиваются 4 идущих вдоль ребер прокамбиальных пучка, соответствующих бифуркирующим листовым следам (рис. 1). Уже на уровне второго узла в стебле формируются сложные контакты листовых и почечных следов. Двухпучковые следы пазушных почек сливаются с реберными пучками. Несколько ниже вхождения почечного следа видна бифуркация листовых следов, связанная с ранним заложением пазушной почки. Листовой след входит в стелу в виде двух массивных пучков, разделенных узкой паренхимной лакуной. На этом уровне проводящие ткани стелы представлены восемью сближенными массивными пучками — 4 из них образованы слиянием реберных пучков с почечными следами, 4 других — бифуркирующие листовые следы, которые сразу же сливаются с реберными пучками. Так, с образованием двух пар листьев формируются столь характерные для губоцветных 4 синтетических пучка, идущих вдоль ребер. Вдоль граней тянутся 4 очень узких проводящих пучка, дифференцирующихся акропетально и не связан-

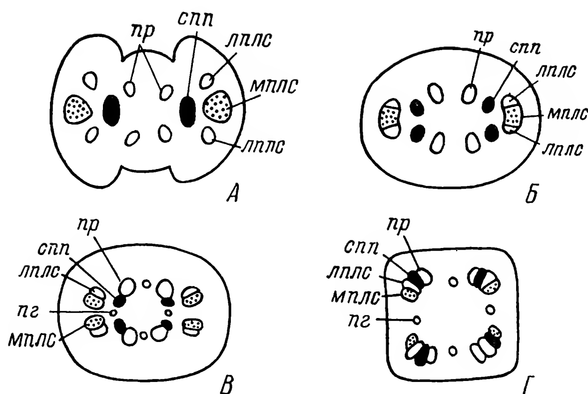


Рис. 1. Строение узла *Mentha piperita.*

Срез второго узла: *А* — в верхней зоне, *Б* — в зоне вхождения почечного следа, *В* — в нижней части; *Г* — срез междоузлия под узлом второй пары листьев.
пр — пучок, идущий вдоль ребра; *спп* — след пазушной точки; *лплс* — латеральный пучок листового следа; *мплс* — медианный пучок листового следа; *пг* — пучок, идущий вдоль грани.

ных непосредственно с листьями. В зоне узла возникают анастомозы между этими узкими пучками и синтетическими пучками, тянущимися вдоль ребер. Таким образом, на протяжении очень короткой зоны в несколько десятков микрон можно наблюдать контакты листовых и почечных следов с проводящими пучками, идущими вдоль ребер и граней. По существу проводящие ткани в узле находятся в таком тесном контакте, что строение стелы в узле приближается к кольцевому.

Проводящие ткани междоузлия развиты значительно слабее, чем проводящие ткани вышележащего узла; особенно это заметно в пучках, идущих по граням, которые в узле образуют анастомозы с реберными пучками (рис. 2). Так, в пятом узле вегетативного побега ксилема такого пучка представлена 10—15 сосудами, а в ксилеме этого же пучка, идущего по граням расположенного ниже междоузлия, видны только 1—4 сосуда. В четвертом-пятом междоузлиях, т. е. в той части стебля, где листья почти достигли максимального размера, реберные пучки соединены узкой полоской мелкоклеточной ткани — остатками образовательного кольца. Реберные пучки массивные, но вторичная ксилема в них представлена тремя-пятью сосудами в каждом ряду, тогда как в узле их до 7—8. Отсюда видно, как велика роль узла в осуществлении контактов между органами побега в стеблях такого типа, какой имеется у губоцветных.

Стела отделена от коры хорошо выраженной эндодермой. Кора узкая, из пяти-семи рядов клеток. По мере роста стебля в толщину число клеток по радиусу коры не меняется. Важную роль в увеличении прочности стебля играет колленхима, которая тянется по ребрам.

У мяты перечной в генеративной фазе описанная выше пучковая структура сохраняется по всей длине стебля. К этому времени заметно разрастаются реберные проводящие пучки. Они содержат до 40 рядов сосудов по радиусу, разделенных узкими лучами. Камбий в междоузлии образует кольцо. Между пучками он откладывает только толстостенную паренхиму. В кольцо толстостенных механических элементов, образованных межпучковым камбием, на каждой грани включены 1—3 узких проводящих пучка.

Сходно строение стебля и у других изученных нами травянистых видов. Различия касаются степени развития коры и сердцевины, очертания на поперечном срезе проводящих пучков, а также расположения пучков в узле.

У *Lamium purpureum* ход пучков в черешке и узле отличается от такового у описанного выше вида тем, что бифуркация главной жилки происходит еще в черешке. По сторонам этой двухпучковой главной жилки вдоль

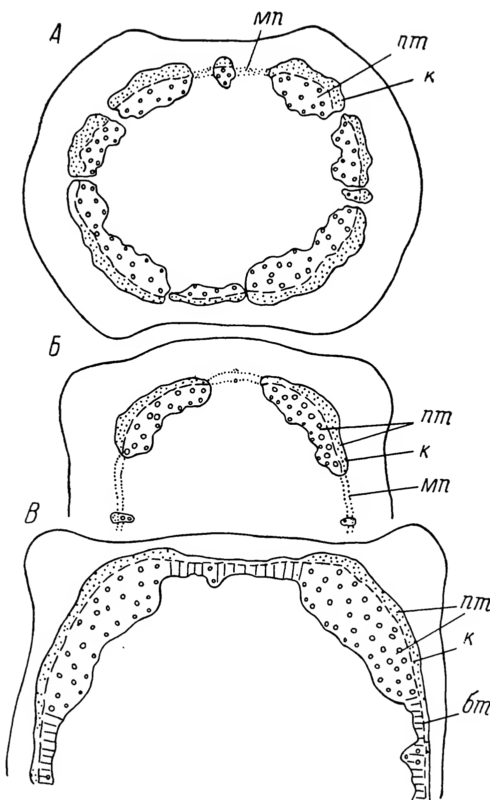


Рис. 2. Строение стебля *Mentha piperita*.

А — поперечный срез стебля в зоне узла пятой пары листьев, *Б* — срез междоузлия под пятой парой листьев, *В* — срез цветущего стебля у основания.

мп — мелкоклеточная паренхима; *пт* — проводящие ткани; *к* — камбий; *бт* — бессосудистая ткань, образованная межпучковым камбием.

черешка тянутся тонкие боковые, сливающиеся попарно с ней в основании черешка, т. е. в узле видны 2 пучка листового следа, обычного для губоцветных. Стела междоузлий *Lamium purpureum* сохраняет обычное восьмипучковое строение; при переходе к цветению межпучковый камбий образует бессосудистую ткань.

У *Stachys vulgare* в черешке 5 жилок. Очень тонкие боковые жилки попарно сливаются в нижней части черешка. Главная жилка трехпучкового листового следа в узле бифуркирует. После бифуркации главной жилки в узле к двум ее пучкам причленяются боковые жилки, поэтому листовой след выглядит двухпучковым. Связь пучков в узле и их расположение в междоузлии соответствуют приведенным выше описаниям для других видов.

В верхней части черешка *Origanum vulgare* 5 жилок, но по длине черешка число пучков меняется следующим образом: в черешке попарно сливаются боковые жилки, а в узле все жилки сливаются в один пучок, который раздваивается перед вхождением в стелу. Стела стебля такая же, как и у других губоцветных. Помимо типичных для губоцветных пучков, вдоль граней междоузлия образуются короткие, слепо заканчивающиеся пучки, не связанные с листовыми следами. Из-за равномерного развития в коре колленхимы стебель *Origanum vulgare* более или менее округлый.

Густо опушенные молодые побеги средиземноморского кустарника *Phlomis fruticosa* в самых верхних частях построены по такому же плану, как и стебли травянистых губоцветных (рис. 3). Сходно с остальными описанными видами и строение узла. Особенность его состоит в том, что из пяти тянущихся вдоль черешка пучков в нижней его части образуются 3 пучка из-за слияния попарно узких боковых жилок. В коре стебля центральная жилка раздваивается и каждый ее пучок сливается с боковой жилкой, и уже после этого боковой проводящий пучок листового следа входит в стелу.

В междоузлиях верхней части побега четко выделяются 4 реберных пучка, соединенных мелкоклеточной тканью — остатком образовательного кольца. В ней едва заметны пучки, идущие вдоль граней. Реберные пучки мощные, особенно в междоузлиях ниже закончивших рост листьев. Ниже четвертого узла реберные пучки почти сливаются, а под пятым-шестым узлами образуется сплошное кольцо проводящих тканей с участками древесины без сосудов. Под седьмым узлом — типичное кольцо ксилемы и флоэмы. Однолетний побег у основания покрыт перидермой, кольцо проводящих тканей широкое. В многолетних ветках хорошо различимы годичные кольца.

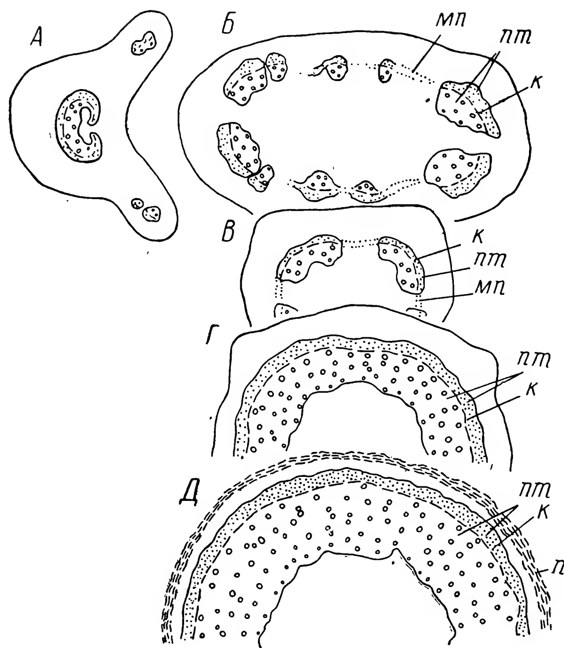


Рис. 3. Строение черешка и стебля *Phlomis fruticosa.*

А — срез черешка, *Б* — поперечный срез стебля в зоне третьей пары листьев, *В* — срез междоузлия под третьей парой листьев, *Г* — срез междоузлия под седьмой парой листьев, *Д* — срез однолетнего побега у основания.
п — перидерма; остальные обозначения, как на рис. 2.

Невысокое, слабо ветвящееся дерево *Moschosma riparium* из Южной Африки имеет округлые побеги. Изучение анатомического строения этих побегов выявило в самой верхушке побега, в зоне первой-второй пар сближенных листьев обычное для губоцветных пучковое строение. Это обусловливает четырехгранную форму стебля. В черешке главная жилка листа бифуркирует, а по бокам от нее тянутся еще две тонкие боковые жилки; таким образом, в стебель листовой след входит в виде четырех пучков. В коре узловой зоны боковые жилки сливаются сначала с двумя пучками главной жилки, а затем — с реберными пучками стелы. Синтетические реберные пучки значительно крупнее остальных пучков междоузлия. В мелкоклеточной паренхиме, соединяющей реберные пучки, возникают проводящие пучки. До четвертого-пятого междоузлий в стебле сохраняется пучковое строение, и лишь ниже пятого-шестого узлов из межпучкового камбия формируется кольцо ксилемы и флоэмы. В шестом междоузлии камбиальная зона состоит из двух-трех рядов клеток.

Побеги кустарника *Siderites macrostachys* в верхней части четырехгранные. В черешке имеется 7 жилок, в его основании в результате слияния их становится 5. В коре стебля попарно сливаются боковые пучки, а бифуркация листового следа происходит после причленения боковых жилок к главной. Контакты проводящих тканей листа и стелы сходны с описанными нами для других губоцветных.

В верхних междоузлиях растущего побега хорошо выделяются 4 синтетических пучка, идущих вдоль ребер и соединенных мелкоклеточной паренхимой с тонкими пучками, идущими по граням. Ниже шестого-седьмого узлов образуется межпучковый камбий; на уровне 10—11 междоузлия камбий дает кольцо проводящих тканей.

Анализ анатомического строения побегов древесных губоцветных позволяет отметить, что у этих растений в верхних междоузлиях растущего побега складывается такая же структура, как и в стебле травянистых растений, тогда как в нижних междоузлиях, а у некоторых видов и в средней части однолетнего побега образуется кольцо проводящих тканей.

Обсуждение результатов

Сравнивая строение побега семи представителей сем. *Lamiaceae*, мы можем отметить свойственный всем им один, весьма своеобразный тип строения узла — четное число пучков листового следа, которое объясняется бифуркацией главной жилки. Следовательно, узел губоцветных с четным числом пучков представляет собой видоизменение трехпучкового, однолакунного. На этом основании сем. *Lamiaceae*, по нашему мнению, следует исключить из числа семейств с четным числом пучков листового следа, что считается для покрытосемянных примитивным признаком (Имс, 1964; Тахтаджян, 1964). Напротив, строению узла губоцветных присущи такие черты, которые мы оцениваем как признаки высокой организации. Среди них — характерное для губоцветных образование в узле тесных контактов между вновь возникающими и предыдущими парами листьев, вследствие чего ниже второго узла по междоузлиям тянутся 8 синтетических пучков: 4 мощные вдоль ребер и 4 тонкие — вдоль граней.

У всех изученных нами травянистых многолетников однолетний побег по всей длине характеризуется пучковым строением; при таком строении стелы растение переходит к цветению. Анализ формирования побега у трех древесных представителей губоцветных показал, что в связи с продолжительной вегетативной фазой в результате активности межпучкового камбия у них в однолетнем побеге уже под четвертым-шестым узлами формируется кольцевая стела.

Различия в строении стебля травянистых и древесных губоцветных позволяют обсудить вопрос об эволюции жизненных форм в сем. *Lamiaceae*.

Подробный и полный анализ литературы по анатомическому строению жизненных форм, выполненный Л. Е. Гатцук (1976), приводит автора к заключению, что ни один из предлагавшихся ранее признаков — тип покровной ткани, степень одревеснения, продуктивность камбия, расположение проводящих тканей стелы — не может быть принят в качестве критерия травянистого или древесного типа анатомического строения стебля.

Со времени появления работ анатомов американской школы — Э. Джеффри, И. Бейли, Э. Синнота, А. Имса — обсуждается вопрос о связи жизненной формы с определенным типом строения стелы и об изменении строения стелы в процессе эволюции жизненной формы. Однако сходство в расположении тканей центрального цилиндра у ряда древесных и травянистых растений ставит под сомнение возможность постановки подобного вопроса.

Нельзя не согласиться с тем, что сплошное кольцо проводящих тканей присуще не только побегам древесных растений. Мы полагаем, что сходство в строении стелы стебля древесного и травянистого растений есть результат проявления общих закономерностей формирования побега семенного растения. Как подчеркивают В. К. Василевская и Т. В. Шулькина (1976), именно потому порой трудно опираться на строение стелы при определении генезиса жизненной формы, что строение стелы стебля коррелирует со многими особенностями побега, и в частности со строением листа, его следа, характера нарастания побега, продолжительностью вегетативной и генеративной фаз онтогенеза и т. д. Губоцветные — это такое семейство, где отличия в строении стелы древесных и травянистых форм выступают достаточно отчетливо. Наши наблюдения показали, что проводящие ткани стелы у древесных растений из сем. *Lamiaceae* формируются более быстрыми темпами, чем у травянистых представителей этого семейства. Это выражается в возникновении новых пучков в остатках образовательного кольца в зоне сближенных листовых зачатков, раннем возникновении межпучкового камбия и, наконец, формировании кольца проводящих тканей уже в средней части однолетнего побега.

У исследованных нами травянистых губоцветных не образуется сплошного кольца проводящих тканей. Это дает нам основание предположить, что возникновение «трав сезонного климата» в этом семействе сопровождалось заметным укорочением периода вегетативного роста. Переход одно-

летнего побега к цветению осуществляется еще при пучковом строении его стелы, которое у всех семенных растений характеризует первый этап формирования проводящих тканей стебля. В генеративной фазе деятельность камбия в стебле угасает. Структурные изменения, происходящие в стебле при переходе растения к цветению и плодоношению, неизбежно приводят к отмиранию стебля травянистого растения (Василевская, Борисовская, 1968).

Обсуждая вопрос трансформации древесных жизненных форм в травянистые, большое внимание уделяют снижению камбиальной активности в этом процессе, связывая продолжительность жизни стебля с общей редукцией работы камбия в однолетнем травянистом побеге. Однако сравнение древесных и травянистых видов в пределах одного рода показывает, что объем древесины, образованный камбием за один сезон, у древесных растений может быть меньше, чем у травянистых (Лотова, Морозова, 1964). Мы согласны с теми анатомами, которые подчеркивают, что интенсивность работы камбия в стебле коррелирует с продолжительностью роста листьев, их числом на побеге, его переходом к цветению (Кондратьева-Мельвиль, 1973; Василевская, Шулькина, 1976). У изученных губоцветных интенсивность деления камбия в пучке травянистых растений не ниже, чем у древесных видов. Однако межпучковый камбий в побеге древесных губоцветных образует проводящие элементы, а у травянистых — главным образом паренхиму с утолщенными одревесневшими оболочками.

Заслуживает большого внимания то обстоятельство, что вторичная ксилема древесных губоцветных по ряду признаков примитивнее древесины травянистых видов. Так, древесина *Moschosma riparium* состоит из сосудов, волокнистых трахеид, древесинной паренхимы. Членики сосудов длинные — около 450 мкм, с небольшими клювами. Межсосудистая поровость супротивная. В поздней древесине много волокнистых трахеид. Радиальные лучи многочисленные, очень высокие, слабо гетерогенные, 3—5-рядные. Кроме многорядных лучей, наблюдаются и однорядные. Во вторичной древесине однолетней ветки наряду с узкими точечными сосудами (d=70 мкм) встречаются сосуды с густой спиралью (d=40 мкм). Сходна по строению элементов древесина *Phlomis fruticosa* и *Siderites macrostachys*, у этих кустарников она более твердая, в ней мало паренхимных элементов, преобладают толстостенные волокнистые трахеиды.

У травянистых растений древесина угловых пучков состоит из сосудов, очень узких толстостенных волокнистых трахеид. Радиальные лучи в древесине изученных травянистых видов встречаются только в составе вторичной ксилемы угловых пучков. Эти радиальные лучи всегда однорядные, гомогенные. Членики сосудов всегда без клюва и в целом короче, чем у древесных растений. Так, у *Origanum vulgare* они около 150 мкм. На основании таких признаков вторичной ксилемы первого годичного кольца древесных растений, как узкие длинные членики с коротким клювом, наличие наряду с супротивными округлыми порами сосудов с лестничными порами, смешанно-гетерогенных, большей частью многорядных лучей, можно считать, что древесные губоцветные более примитивны, чем травянистые.

А. Л. Тахтаджян (1943), развивая идею о значении неотении в эволюции растений, высказал мысль о том, что травянистые покрытосемянные произошли от древесных форм как раз таким путем, назвав траву ювенильной формой дерева. Мы полагаем, что приведенные результаты изучения структуры древесных и травянистых представителей сем. *Lamiaceae* могут служить иллюстрацией этой идеи. У губоцветных подобной трансформации жизненных форм в значительной степени способствовали особенности строения их стелы — наличие синтетических пучков в верхушке побега, т. е. быстрое образование контактов между органами без образования кольца проводящих тканей.

ЛИТЕРАТУРА

Борисовская Г. М., А. Г. Пак. (1976). О формировании проводящей системы побега *Coleus blumei* Benth. (*Lamiaceae*). Вестн. ЛГУ, сер. биол., 21. — Василевская В. К., Г. М. Борисовская. (1968). Влияние листьев и верхушечного генеративного побега на пазушные почки у *Cosmos bipinnatus* Cav. Бот. ж., 53.9. — Василевская В. К., Т. В. Шулькина. (1976). Морфологическое и анатомическое строение древовидного растения *Azorina vidalii* Feer (*Campanula vidalii* Wats.). Тр. МОИП, отд. биол., сер. бот., 42. — Гатцук Л. Е. (1976). Содержание понятия «травы» и проблема их эволюционного положения. Тр. МОИП, отд. биол., сер. бот., 42. — Де-Бари А. (1877). Сравнительная анатомия вегетативных органов явнобрачных и папоротникообразных растений. — Имс А. (1964). Морфология цветковых растений. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1973). Развитие структуры однолетнего двудольного растения с моноподиальным и симподиальным нарастанием. Бот. ж., 58, 8. — Лотова Л. И., Е. М. Морозова. (1964). Структурная эволюция побегов трех жизненных форм софоры. Вестн. МГУ, 3. — Тахтаджян А. Л. (1943). Соотношение онтогенеза и филогенеза у высших растений. Тр. Ереванск. гос. унив., 22. — Тахтаджян А. Л. (1964). Основы эволюционной морфологии покрытосемянных. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений.

Ленинградский государственный университет. Получено 9 II 1979.

УДК 581.55 (571.66)

В. Л. Морозов

ЗАПАСЫ НАДЗЕМНОЙ И ПОДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ КРУПНОТРАВЬЯ НА КАМЧАТКЕ

V. L. MOROSOV. RESERVES OF OVERGROUND AND UNDERGROUND PHYTOMASSES OF THE BROAD-LEAVED HERBS IN KAMCHATKA

Приведены результаты изучения биологической продуктивности крупнотравных сообществ в южной части п-ова Камчатка. Установлено, что в естественных условиях ценозы характеризуются очень высоким запасом фитомассы. Доминанты и основные представители крупнотравных группировок — высокопродуктивные растения. Отношение запасов надземной и подземной фитомассы у камчатского крупнотравья в разных местообитаниях изменяется в широких пределах. Изученные травостои и их основные представители характеризуются очень высокой биологической продуктивностью не только в оптимальных эдафических условиях, но и при недостатке влаги в почве. Делается вывод о необходимости охраны крупнотравных сообществ как уникального природного объекта.

Широкое распространение и высокая продуктивность крупнотравья в приокеанических районах советского Дальнего Востока определили его использование в кормопроизводстве (Черняева, 1958; Степанова, 1965; Щербова, Степанова, 1969; Щербова, 1970). В состав крупнотравья входят ценные кормовые, технические и лекарственные растения, поэтому гигантские заросли сообществ этих растений привлекают постоянное внимание исследователей.

При стационарных исследованиях на Камчатке были получены сведения по продуктивности лабазникового крупнотравья (Гуричева и др., 1975; Морозов, Белая, 1976). В настоящее время эти материалы дополнены новыми данными по изучению запасов надземной и подземной фитомассы различных сообществ из разных экотопов, их доминантов и основных представителей. Исследования проводили в южной части п-ова Камчатка (Усть-Камчатский, Мильковский и Елизовский районы), характеризующейся сравнительно мягким климатом и наличием обширных пространств, занятых крупнотравьем.

Объектами исследований были крупнотравные сообщества с доминированием лабазника камчатского *Filipendula camtschatica*, крестовника коноплеволистного *Senecio cannabifolius*, дудника медвежьего *Angelica*

ursina, заросли борщевика сладкого *Heracleum dulce* и купыря похожего *Anthriscus aemula*,[1] встречающиеся в различных экотопах (пойма, надпойменные террасы, склоны горных увалов, предгорья). Флористический состав изученных сообществ очень простой и сходный. Основную массу (до 96—99%) травостоев обычно образует один из доминантов, другие представители крупнотравья в данном местообитании отмечаются как незначительная примесь (Степанова и др., 1975). Простота видового состава крупнотравных группировок определяется эдификаторной ролью доминанта, обладающего высокой скоростью роста и образующего мощные вегетативные побеги с огромной листовой поверхностью. Проективное покрытие этих травостоев составляет 100%.

Наиболее благоприятные гидротермические условия отмечены на пойменных участках и пологих склонах горных увалов. В экотопах надпойменных террас растения произрастают при недостаточном водоснабжении. В условиях предгорий (северные и южные отроги Ганальского хребта, 400—600 м над ур. м.) рост растений лимитирован недостатком тепла, влаги и краткостью безморозного периода (вегетация продолжается 65—70 дней).

Для изучения запасов надземной фитомассы ценозов учетные площадки в 1 $м^2$ закладывали в 7—14-кратной повторности. Максимальную фитомассу надземных органов растений учитывали в период их наибольшего развития. Определение запасов фитомассы в подземных органах проводили методом монолитов с 5—9 учетных площадок размером 50×50 см на глубину проникновения корней (80—100 см). Годовой прирост подземной фитомассы принимали равным 30% от ее общего запаса в корнях и корневищах (Родин и др., 1968). Учитывая биоморфологические особенности доминантов и основных представителей крупнотравных группировок, можно полагать, что у сообществ с *Filipendula camtschatica* годичный прирост подземной фитомассы ниже полученных нами расчетных данных, а у ценозов, образованных полициклическими монокарпиками (*Angelica ursina*, *Anthriscus aemula*, *Heracleum dulce*), годовая продукция подземных органов несколько занижена. При определении запасов фитомассы ее разделяли на фракции: надземную часть — листья с черешками и стебли с соцветиями (плодами), подземную — корни и корневища. В некоторых случаях из-за технических трудностей учитывали общую фитомассу. Одновременно с изучением продуктивности проводили фитометрические наблюдения за сообществами и растениями, подсчитывали число побегов на единицу площади, определяли размеры листовой поверхности отдельных видов (квадратный метр на один побег) и травостоев (индекс листовой поверхности: квадратный метр площади листьев на квадратный метр поверхности почвы).

В оптимальных условиях питания и увлажнения (пойма) крупнотравные группировки представлены ценозами с доминированием *Filipendula camtschatica*, *Senecio cannabifolius* и зарослями *Anthriscus aemula*. Из других представителей крупнотравья в состав этих сообществ входят аконит Фишера *Aconitum fischeri*, какалия копьевидная *Cacalia hastata*, бодяк камчатский *Cirsium kamtschaticum*, лизихитон камчатский *Lysichiton camtschatcense*, крапива плосколистная *Urtica platyphylla* и др. Высота травостоев здесь достигает 3.5 м. В фазах цветения и плодоношения у *F. camtschatica* и *S. cannabifolius* число побегов на 1 $м^2$ составляет 15—17, у травостоев *A. aemula* — 12—14. Листовой индекс травостоев *F. camtschatica* равен 10—11, *S. cannabifolius* — 9—10, *A. aemula* — 4.5—5.5 $м^2/м^2$. При особо благоприятных эдафических и климатических условиях листовая поверхность ценозов *F. camtschatica* в пойме достигает 13—14.5 $м^2/м^2$.

Определение продуктивности крупнотравных сообществ в пойменных экотопах показало, что они способны образовывать от 8 до 56 т/га общей фитомассы и 6—10 т/га надземной (табл. 1). Наибольшие запасы фитомассы в надземных и подземных органах отмечены у травостоев *F. camtschatica*. Самой низкой продуктивностью характеризуются заросли *A. aemula*.

---

[1] Названия видов даны по «Своду дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX)» С. К. Черепанова (1973).

По нашим наблюдениям, запасы надземной фитомассы травостоев *F. camtschatica*, *S. cannabifolius*, *A. aemula* в аналогичных условиях на Сахалине составляют соответственно 19,12 и 6 т/га (Морозов, 1978). Отношение надземной фитомассы к подземной у камчатского крупнотравья на пойменных местообитаниях изменяется от 1 : 0.4 до 1 : 5.5. Бо́льшая доля органической продукции в надземных органах сосредоточена в стеблях. Количество фитомассы, приходящееся на надземные органы травостоев в разные годы, изменяется незначительно.

ТАБЛИЦА 1

Запасы фитомассы крупнотравных сообществ в оптимальных условиях увлажнения (пойма, т/га, абс. сух. вес)

Доминирующий вид	Год наблюдения	Надземная часть			Подземная часть			Общая фитомасса	Отношение надземной фитомассы к подземной
		листья	стебли	всего	корни	корневища	всего		
Filipendula camtschatica	1969	3.9	4.0	7.9±1.3	—	—	20.1±2.6	28.0	1 : 3.5
	1970	3.7	4.9	8.6 —	14.7	33.1	47.8 —	56.4	1 : 5.5
	1971	4.0	5.9	9.9 —	8.3	12.3	20.6 —	30.5	1 : 2.1
	1972	4.3	5.0	9.3±1.1	—	—	21.5±2.1	30.8	1 : 2.3
	1977	4.1	6.1	10.2±1.1	—	—	26.2±2.6	36.4	1 : 2.6
Senecio cannabifolius	1972	3.5	3.8	7.3±0.6	—	—	—	—	—
	1973	3.4	4.2	7.6±0.5	—	—	21.6±1.3	29.2	1 : 2.8
	1977	4.8	4.2	9.0±0.6	7.1	13.7	20.8±0.9	29.8	1 : 2.3
Anthriscus aemula	1977	1.7	4.0	5.7±0.3	—	—	2.6±0.2	8.3	1 : 0.4

На склонах горных увалов исследованы крупнотравные ценозы с доминированием *Filipendula camtschatica*, *Senecio cannabifolius* и *Angelica ursina*. Из других представителей крупнотравья в состав этих группировок входят *Aconitum fischeri*, борец большой *A. maximum*, *Anthriscus aemula*, волжанка камчатская *Aruncus kamtschaticus*, *Cacalia hastata*, *Cirsium kamtschaticum*, клопогон простой *Cimicifuga simplex*, реброплодник камчатский *Pleurospermum camtschaticum*, чемерица остродольная *Veratrum oxysepalum* и др. Высота этих травостоев достигает 2.5—3 м. В период максимального развития побегов их число в травостоях *F. camtschatica* и *S. cannabifolius* составляет 15—17, у ценозов *A. ursina* — 6 (2 — генеративных и 4 — вегетативных) на 1 м^2. Размеры листовой поверхности крупнотравья на склонах горных увалов несколько ниже, чем у сообществ в условиях поймы (не более 8 — 10 м^2/м^2).

Запасы общей фитомассы крупнотравных сообществ на склонах увалов оказались высокими (табл. 2). В надземных органах растений разных группировок запасается примерно равное количество органической продукции.

ТАБЛИЦА 2

Запасы фитомассы крупнотравных сообществ на склонах горных увалов (т/га, абс. сух. вес)

Доминирующий вид	Год наблюдения	Надземная часть			Подземная часть			Общая фитомасса	Отношение надземной фитомассы к подземной
		листья	стебли	всего	корни	корневища	всего		
Filipendula camtschatica	1971	3.8	4.7	8.5 —	8.3	14.1	22.4 —	31.0	1 : 2.6
	1972	4.2	4.1	8.3±1.0	—	—	—	—	—
	1977	3.9	4.6	8.5±0.8	9.5	16.5	26.0±2.1	34.5	1 : 3.1
Senecio cannabifolius	1977	3.6	3.4	7.0±0.3	6.3	12.6	18.9±3.6	25.9	1 : 2.7
Angelica ursina	1977	3.9	3.4	7.3±0.4	—	—	8.7±2.4	16.1	1 : 1.2

Соотношение надземной и подземной фитомассы в этих экотопах варьирует от 1 : 1.2 до 1 : 3.1, что позволяет сделать вывод о наличии здесь благоприятных эдафических условий для роста и развития крупнотравья.

В экотопах надпойменных террас (недостаточное водоснабжение) наблюдения проводили в травостоях с доминированием *Filipendula camtschatica*, *Senecio cannabifolius*, *Angelica ursina*, *Anthriscus aemula*, *Heracleum dulce*. Видовой состав сообществ здесь более разнообразный из-за примеси мелкостебельного разнотравья. В фазу цветения доминантов число их побегов в травостоях *F. camtschatica* и *S. cannabifolius* составляет 17, а у *Angelica ursina* — 6, у *H. dulce* — 7 (3 — генеративных и 4 — вегетативных), у *Anthriscus aemula* — 13 на 1 м². В пониженных местах, где сохраняется большее количество талой снеговой влаги, высота травостоев достигает 2—2.5 м (на гребнях террас снижается до 1.5 м). Листовая поверхность сообществ на сухих экотопах снижается до 5.4 м²/м². У ценозов *A. ursina* и *H. dulce* отмечены высокие индексы листовой поверхности (6—7 м²/м²).

Общее количество фитомассы крупнотравных группировок на террасах варьирует от 6 до 31 т/га (табл. 3), из них на надземные органы приходится от 3 до 9 т/га. Максимальное количество общей фитомассы создают травостои *F. camtschatica*. Наибольший запас органического вещества в стеблях, черешках и листьях отмечен у сообществ *A. ursina*. Соотношение веса надземных и подземных органов у травостоев надпойменных террас варьирует в широких пределах (от 1 : 0.7 до 1 : 6.5).

ТАБЛИЦА 3

Запасы фитомассы крупнотравных сообществ в условиях недостаточного водоснабжения (надпойменные террасы, т/га, абс. сух. вес)

Доминирующий вид	Год наблюдения	Надземная часть			Подземная часть			Общая фитомасса	Отношение надземной фитомассы к подземной
		листья	стебли	всего	корни	корневища	всего		
Filipendula camtschatica	1971	2.1	1.3	3.4 —	6.9	15.9	22.8 —	26.2	1 : 6.5
	1972	2.0	1.3	3.3±0.3	—	—	21.8±1.6	25.1	1 : 6.5
	1977	2.0	1.7	3.7±0.4	8.8	14.3	23.1±2.2	30.8	1 : 6.2
Senecio cannabifolius	1977	2.0	1.4	3.4±0.2	10.6	13.4	24.0±1.5	27.4	1 : 7.0
Angelica ursina	1977	3.3	6.1	9.4±0.9	—	—	8.7±0.4	18.1	1 : 0.9
Anthriscus aemula	1977	1.0	2.5	3.5±0.2	—	—	2.4±0.3	5.9	1 : 0.7
Heracleum dulce	1977	2.9	3.1	6.0±0.7	—	—	13.3±0.6	19.3	1 : 2.2

В условиях предгорий исследованы монодоминантные сообщества с *F. camtschatica* и полидоминантные ценозы с преобладанием трех видов: *F. camtschatica*, *Senecio cannabifolius*, *Heracleum dulce*. Участие других представителей крупнотравья в сложении этих группировок незначительно. Число побегов у изученных травостоев в фазу цветения и плодоношения доминантов составляет 17—23 на 1 м², их высота — 2 м, листовой индекс сообществ — 7 —8 м²/м². Количество общей фитомассы в разные годы изменяется незначительно (табл. 4). Запасы органической продукции в надземных органах составляет 3 т/га. В предгорьях крупнотравные сообщества содержат в надземных органах в 2—3 раза меньше органического вещества, чем ценозы в оптимальных условиях (пойма, склоны горных увалов). Отношение надземной фитомассы к подземной у крупнотравья изменяется от 1 : 8.3 до 1 : 10.4. Такое соотношение органической продукции травостоев характерно для экотопов с экстремальными условиями.

Располагая данными о запасах фитомассы в надземных и подземных органах, мы определили годичный прирост органического вещества крупнотравных группировок в различных экотопах (табл. 5). В оптимальных условиях (пойма, склон горного увала) нарастает наибольшее количество

ТАБЛИЦА 4

Запасы фитомассы крупнотравных сообществ в предгорьях (т/га, абс. сух. вес)

Доминирующий вид	Год наблюдения	Надземная часть			Подземная часть			Общая фитомасса	Отношение надземной фитомассы к подземной
		листья	стебли	всего	корни	корневища	всего		
Filipendula camtschatica	1970	1.6	1.5	3.1 —	—	—	29.7 —	32.8	1 : 9.6
	1971	1.5	1.3	2.8±0.4	—	—	23.2±1.6	26.0	1 : 8.3
	1977	1.4	1.5	2.9±0.4	19.3	9.0	28.3±2.3	31.2	1 : 9.7
Filipendula camtschatica+Senecio cannabifolius+ +Heracleum dulce	1973	1.6	1.4	3.0±0.5	17.4	10.8	28.2±1.9	31.2	1 : 9.4
	1977	1.6	1.4	3.0±0.6	19.6	11.6	31.2±1.7	34.2	1 : 10.4

фитомассы (6—18 т/га), минимальный прирост отмечен на участках надпойменных террас и в предгорьях (4—12 т/га). В местообитаниях с благоприятными условиями надземные органы запасают значительно больше органического вещества по сравнению с приростом подземных органов. При недостаточном водоснабжении основная доля прироста органической продукции травостоев приходится на корни и корневища.

ТАБЛИЦА 5

Годичный прирост фитомассы крупнотравья в различных экотопах (1977 г., т/га, абс. сух. вес)

Местообитания и доминирующие виды	Надземная часть	Подземная часть			Общая фитомасса
		корни	корневища	всего	
Пойма					
Filipendula camtschatica	10.2	—	—	7.9	18.1
Senecio cannabifolius	9.0	2.1	4.1	6.2	15.2
Anthriscus aemula	5.7	—	—	0.8	6.5
Склоны горных увалов					
Filipendula camtschatica	8.5	2.9	4.9	7.8	16.3
Senecio cannabifolius	7.0	1.9	3.8	5.7	12.7
Angelica ursina	7.3	—	—	2.6	9.9
Надпойменные террасы					
Filipendula camtschatica	3.7	2.1	4.8	6.9	10.6
Senecio cannabifolius	3.4	3.2	4.0	7.2	10.6
Angelica ursina	9.4	—	—	2.6	12.0
Anthriscus aemula	3.5	—	—	0.7	4.2
Heracleum dulce	6.0	—	—	4.0	10.0
Предгорья					
Filipendula camtschatica	2.9	5.8	2.7	8.5	11.4
F. camtschatica+S. cannabifolius+H. dulce	3.0	5.9	3.5	9.4	12.4

Большой запас органического вещества в надземных и подземных органах крупнотравных сообществ на Камчатке связан с тем, что доминанты этих ценозов — высокопродуктивные виды. В оптимальных условиях увлажнения и питания доминанты травостоев накапливают за вегетационный период большое количество органической продукции. Площадь листовой поверхности у основных представителей крупнотравья достигает 1 $м^2$ (у *A. ursina* — 3.1).

При исследовании запасов фитомассы у доминантов крупнотравья получены данные по продуктивности двух форм *Felipendula camtschatica* — опушенной и неопушенной. Впервые эти формы были описаны из Японии

как *F. camtschatica* f. *typica* (=f. *camtschatica*) и *F. camtschatica* f. *glabra* (Koidzumi, 1909, 1913) и указывались для островов Хонсю, Хоккайдо, Монерон, Сахалин, Кунашир, Итуруп, Шумшу и др. (Koidzumi, 1913; Tatewaki, Kimoto, 1933; Ohwi, 1953). Неопушенная форма (f. *glabra*) на Камчатке распространена довольно широко, особенно в северной ее части, и характеризуется более высокой продуктивностью надземных органов и иными биометрическими параметрами. По нашим наблюдениям, различия двух форм в условиях Сахалина более существенные (Морозов, 1978). Анатомические, кариологические и эколого-физиологические особенности этих форм дают основание для критического анализа систематического положения *F. camtschatica* (Белая, 1974, 1978; Степанова и др., 1975; Ворошилова, Белая, 1976; Морозов, 1976, 1978).

При современном уровне освоения природных ресурсов Камчатской обл. необходимо учитывать, что интенсивное использование крупнотравных сообществ в течение трех-четырех лет приводит к резкому снижению их продуктивности и даже к полной деградации (Щербова, 1970), поэтому мы считаем важным не только рационально использовать камчатское крупнотравье, но и сохранять его как генофонд уникальных видов и эталонный тип растительности (Морозов, Белая, 1977).

Таким образом, крупнотравные сообщества на Камчатке характеризуются очень высокой биологической продуктивностью не только в оптимальных эдафических условиях, но и при недостаточном водоснабжении. Основное количество органической продукции у сообществ запасается в подземных органах. Запасы общей фитомассы крупнотравных ценозов в различных экотопах изменяются в широких пределах (от 6 до 56 т/га). В надземных органах травостоев за вегетационный период накапливается 2—10 т/га органической массы. Отношение надземной фитомассы к подземной у травостоев варьирует в зависимости от экологической приуроченности (от 1 : 0.4 до 1 : 10.4).

Быстрый рост, огромная ассимиляционная поверхность и очень высокая биологическая продуктивность исследованных ценозов дают основание для использования камчатских растений в народном хозяйстве, и в связи с этим также возникает необходимость рационального использования и сохранения камчатского крупнотравья.

ЛИТЕРАТУРА

Белая Г. А. (1974). Расход воды на транспирацию высокотравным (лабазниковым) сообществом Камчатки. В кн.: Биологические проблемы Севера, 3 (ботаника и растительные ресурсы). Якутск. — Белая Г. А. (1978). Экология доминантов камчатского крупнотравья. — Ворошилова Г. И., Г. А. Белая. (1976). Адаптационные изменения в структуре листа некоторых растений Камчатки. В кн.: Биологические проблемы Севера. Ботаника. Петрозаводск. — Гуричева Н. П., О. М. Демина, Г. И. Козлова, Л. И. Номоконов, К. Д. Степанова. (1975). Продуктивность луговых сообществ. В кн.: Ресурсы биосферы, I. Л. — Морозов В. Л. (1976). Некоторые аспекты адаптации доминантов крупнотравья по утилизации энергии ФАР (Камчатка, Сахалин). В кн.: Биологические проблемы Севера. Физиология и биохимия растений. Петрозаводск. — Морозов В. Л. (1978). Запасы надземной и подземной фитомассы крупнотравья и его доминантов на Сахалине. Бот. ж., 63, 3. — Морозов В. Л., Г. А. Белая. (1976). Продуктивность крупнотравных сообществ и их доминантов приокеанических районов Дальнего Востока. В кн.: Биологические проблемы Севера. Ботаника. Петрозаводск. — Морозов В. Л., Г. А. Белая. (1977). О рациональном использовании и охране камчатско-сахалинского крупнотравья. Тез. докл. конференции «Проблемы рационального использования и охраны естественных ресурсов Дальнего Востока». Владивосток. — Родин Л. Е., Н. П. Ремезов, Н. И. Базилевич. (1968). Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. — Степанова К. Д. (1965). Луга полуострова Камчатка. — Степанова К. Д., Н. Н. Качура, Г. А. Белая, В. Л. Морозов. (1975). Опыт комплексного исследования луговых сообществ Камчатки. В кн.: Биологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток. — Черняева А. М. (1958). Дикорастущие силосные растения Сахалинской области и перспективы введения их в культуру. — Щербова М. А. (1970). Биологическое обоснование правильного использования главнейших типов лугов Камчатки. Автореф. канд. дис. Владивосток. — Щербова М. А., К. Д. Степанова. (1969). Крупнотравье на Камчатке. В кн.: Вопросы ботаники на Дальнем Востоке. Владивосток. — Koidzumi G. (1909).

Notes on japanese *Rosaceae*. Bot. Mag. Tokyo, 23, 273. — K o i d z u m i G. (1913). Conspectus Rosacearum Japonicarum. J. Coll. Sci., Tokyo Imper. Univer., 34, 2. — O h w i J. (1953). Flora of Japan. Tokyo. — T a t e w a k i M., U. K i m o t o. (1933). Florula of the Island of Kaibato (Todomashiri), II. Acta Phytotax. et Geobot., 2, 4.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 22 V 1978.

УДК 58 (571.568)

И. Н. Сафронова

К ФЛОРЕ ОСТРОВА КОТЕЛЬНЫЙ (НОВОСИБИРСКИЕ ОСТРОВА)

I. N. S A F R O N O V A. ON THE FLORA OF THE ISLAND KOTELNY (NOVOSIBIRSK ISLANDS)

Приводится список сосудистых растений о. Котельный (89 видов), составленный на основании литературных источников и сборов автора. Указывается распространение видов по острову.

Остров Котельный является западной частью одного из самых крупных островов Новосибирского архипелага, так называемого триединого острова Котельный—Земля Бунге—Фадеевский. Протяженность о. Котельный с севера на юг около 170, с запада на восток — 90 км. Центральную часть острова занимает слабо расчлененное плато с абсолютными высотами от 80 м на севере до 374 м на юге (гора Малахатин-тас), сложенное в основном карбонатными породами палеозойского возраста. Плато окаймляется низменностью шириной от 2 до 18 км с асболютными высотами 20—50 м, сложенной рыхлыми отложениями четвертичного возраста. Гидрографическая сеть развита довольно хорошо. Наиболее крупная из рек — р. Балыктах (в восточной части острова) имеет длину 180 км. Озера сосредоточены главным образом в низменной полосе в восточной части острова. Климат морской арктический. Июнь, июль и август имеют положительную среднемесячную температуру (1—4°), но и в эти месяцы много дней с отрицательными температурами. Осадков 140 мм в год, максимальное количество в виде моросящих дождей выпадает в июле и августе. Снежный покров устанавливается с середины сентября.

Первые сборы сосудистых растений на острове проводились в конце прошлого и начале нашего столетий: в 1886 г. Э. Толлем, в 1901 — О. Ф. Циоглинским и М. П. Брусневым, в 1903 — П. Н. Олениным. На основании обработки этих сборов опубликован список, насчитывающий 54 вида (Толмачев, 1935).

В 1947 г. Б. Н. Городков вместе с Е. С. Короткевичем провел подробное ботаническое обследование острова, в результате которого дана характеристика растительности и почв и составлен список сосудистых растений, включающий уже 80 наименований (Тихомиров, 1948; Городков, 1956), из которых 24 приводились впервые (*Equisetum variegatum*, *Arctagrostis latifolia*, *Calamagrostis holmii*, *Hierochloë pauciflora*, *Poa arctica*, *Puccinellia phryganodes*, *Eriophorum angustifolium*, *Salix glauca*, *S. reptans*, *Polygonum viviparum*, *Gastrolychnis apetala*, *Stellaria humifusa*, *Braya purpurascens*, *Cochlearia arctica*, *Draba lactea*, *Eutrema edwardsii*, *Saxifraga hieracifolia*, *S. nivalis*, *S. hirculus*, *S. spinulosa*, *Rhodiola borealis*, *Lagotis minor*, *Senecio atropurpureus*, *Taraxacum hyparcticum*).

Б. Н. Городков работал в окрестностях бухты Темп (северо-западный берег о. Котельный), на западном побережье (промыслово-охотничья станция), а также в окрестностях полярной станции (северо-западная оконечность острова). Е. С. Короткевич выполнял маршруты по всему острову.

В 1974 г. автор настоящей статьи на о. Котельный собрала еще 9 видов сосудистых растений (*Alopecurus alpinus* var. *borealis*, *Eriophorum russeolum*, *E. triste*, *Rumex arcticus*, *Stellaria ciliatosepala*, *Papaver lapponicum*, *Draba parvisiliquosa*, *D. pseudopilosa*, *Valeriana capitata*).

Работа проводилась в составе отряда Научно-производственного объединения Севморгео. Маршруты прошли по п-ову Михайлова, п-ову Тас-Ары, от бухты Темп по центральной части острова до его южной оконечности мыс Медвежий.

Пользуюсь случаем выразить благодарность начальнику отряда М. К. Косько, членам отряда Н. С. Бондаренко, В. И. Ильченко. Благодарю также сотрудников Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР Б. А. Юрцева и В. В. Петровского за помощь в определении растений.

При просмотре гербарных материалов БИН АН СССР были найдены еще два вида, собранных Е. С. Короткевичем, но не включенных ни в один из опубликованных списков, — *Carex stans*, *Draba pohlei*.

Таким образом, в настоящее время для о. Котельный известно 89 видов сосудистых растений, список которых приводится ниже. В скобках приводятся синонимы, под которыми виды опубликованы ранее.

Сем. *Equisetaceae*

1. *Equisetum variegatum* Schleich. — циркумполярный арктоальпийский вид. Встречается редко.

Сем. *Gramineae*

2. *Alopecurus alpinus* Smith. — циркумполярный арктический вид. Очень обилен по всему острову в разных типах местообитаний. Однажды собрана var. *borealis* (Trin.) Kryl. — в 15 км к СЗ от полярной станции Санникова по берегу моря Лаптевых. 20 VII 1974. И. Н. Сафронова.

3. *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb. — циркумполярный преимущественно арктический вид. Встречается довольно редко, но обильно. В сильно увлажненных типах местообитаний и в воде.

4. *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss. (*Colpodium fulvum* (Trin.) Griseb.) — циркумполярный преимущественно арктический вид. Редко, но обильно. По опресненным илам в устьях рек, на отмелях, в заболоченных водоемах долин.

5. *Calamagrostis holmii* Lange (*C. steinbergii* Roshev.) — сибирский, преимущественно арктический вид. Собран однажды в значительном обилии. Лагуна Дурная, юго-западный склон коренного берега моря к югу от лагуны, зрелое долинное гипновое болото. Описание 42. 1947 г. Б. Н. Городков.

6. *Deschampsia glauca* C. Hartm. (*D. arctica* (Spreng.) Ostenf., *D. brevifolia* auct.) — циркумполярный арктоальпийский вид. Растение с широкой экологической амплитудой. Не встречается в болотах, редко на отмелях, овражных луговинах.

7. *Dupontia fisheri* R. Br. — циркумполярный арктический вид. Обилен по всему острову. Приурочен к поймам рек, отмелям, господствует на моховых и травянистых болотах.

8. *Festuca brachyphylla* Schult. et Schult. f. s. l. (*F. brevifolia* R. Br.) — циркумполярный арктоальпийский вид. Указывался в списке Б. А. Тихомирова (1948) по неопубликованным сборам Б. Н. Городкова. Более поздних сборов нет.

9. *Festuca cryophila* V. Krecz. et Bobr. — широко распространенный арктоальпийский вид. На острове встречается не часто и в небольшом количестве, в полигональных арктических тундрах, по выходам известняков, на отмелях.

10. *Hierochloё pauciflora* R. Br. — сибирско-американский арктический вид. Редко, но в значительном количестве, на гипновых болотах, отмелях.

11. *Phippsia algida* (Soland.) R. Br. (*Catabrosa algida* (Soland.) Trin.) — циркумполярный, преимущественно арктический вид. Довольно часто и обильно, под снежниками, на отмелях, галечниковых террасах, по выходам известняков, в трещиноватых арктических тундрах.

12. *Phippsia concinna* (Th. Fries) Lindeb. (*Catabrosa concinna* Th. Fries) — восточноевропейско-сибирский арктический вид. Редко. По сухим склонам байджарахов.

13. *Pleuropogon sabinii* R. Br. — циркумполярный преимущественно арктический вид. Обилен по очень влажным местообитаниям, часто в воде, пионер заболачивающихся водоемов, на опресненных илах в устьях рек.

14. *Poa alpigena* (Blytt) Lindm. — циркумполярный арктоальпийский вид. Не часто, но иногда обильно, в трещиноватых и полигональных арктических тундрах, в гипновых болотах, на отмелях.

15. *Poa arctica* R. Br. — циркумполярный преимущественно арктический вид. Редко и в небольшом количестве, в полигональных арктических тундрах, на отмелях.

16. *Puccinellia angustata* (R. Br.) Rand et Redf. (*Atropis angustata* (R. Br.) Griseb.) — циркумполярный высокоарктический вид. Характерное растение мелкокочкарных, пятнистых, полигональных арктических тундр, эродированных участков, отмелей.

17. *Puccinellia phryganodes* (Trin.) Scribn. et Merr. (*Atropis phryganodes* (Trin.) Steffen) — циркумполярный арктический вид. Не часто, образует чистые заросли на отмелях в устьях рек и по берегам лагун.

Сем. *Cyperaceae*

18. *Carex stans* Drej. — циркумполярный преимущественно арктический вид. Редко в южной части острова. Образует сообщества в поймах рек.

19. *Eriophorum angustifolium* Honck. — широко распространенное арктобореальное растение холодных и холодно-умеренных областей северного полушария. Обильно в долинных гипновых болотах.

20. *Eriophorum russeolum* Fries — циркумполярный гипоарктический вид. Не часто в южной части острова, в болотах.

21. *Eriophorum scheuchzeri* Hoppe — циркумполярный арктоальпийский вид. Обилен по всему острову, в болотах.

22. *Eriophorum triste* (Th. Fr.) A. Löve et Hadač — почти циркумполярный арктический вид. Собран однажды в южной части острова в пойме реки Орта-Юрэх в 13 км к СЗ от полярной станции Санникова. 27 VII 1974. И. Н. Сафронова.

Сем. *Juncaceae*

23. *Juncus biglumis* L. — циркумполярный арктоальпийский вид. Очень обилен в разного типа тундрах, болотах, на отмелях.

24. *Luzula confusa* Lindb. — циркумполярный арктоальпийский вид. Очень обилен по всему острову в разнообразных местообитаниях.

25. *Luzula nivalis* (Laest.) Spreng. — циркумполярный преимущественно арктический вид. Широко распространенное растение, обильно в пятнистых арктических тундрах, болотах на отмелях.

Сем. *Salicaceae*

26. *Salix glauca* L. — циркумполярный гипоарктический вид. Редко, в полигональных арктических тундрах на южных склонах.

27. *Salix polaris* Wahlenb. — преимущественно евразиатский арктический вид. Часто и очень обильно в разнообразных местообитаниях.

28. *Salix reptans* Rupr. — преимущественно сибирский арктический вид. Редко в центральной части острова, на южных склонах.

Сем. *Liliaceae*

29. *Lloydia serotina* (L.) Reichenb. — преимущественно сибирский арктоальпийский вид. Не часто, обильно, в пятнистых, полигональных арктических тундрах и на байджарахах.

Сем. *Polygonaceae*

30. *Oxyria digyna* (L.) Hill — циркумполярный арктоальпийский вид. Часто и почти всегда обильно, в разнообразных местообитаниях.

31. *Polygonum viviparum* L. — циркумполярный арктоальпийский вид. Довольно часто в южной части острова, в мелкокочкарных арктических тундрах.

32. *Rumex arcticus* Trautv. — преимущественно сибирский арктический вид. Собран только в устье реки Орто-Дьиэ (в южной части острова) на гипновых болотах.

Сем. *Caryophyllaceae*

33. *Cerastium beeringianum* ssp. *bialynickii* (Tolm.) Tolm. (*C. bialynickii* Tolm.) — раса преимущественно сибирского арктического вида. Часто по всему острову. Обильно в мелкокочкарных, пятнистых, полигональных арктических тундрах, в небольшом количестве в болотах, на отмелях.

34. *Cerastium regelii* Ostenf. ssp. *regelii* — сибирско-американская раса циркумполярного арктического вида. Широко распространенное растение и в большинстве случаев обильное, на галечниковых отмелях, в нивальных группировках под снежниками.

35. *Gastrolychnis apetala* (L.) Tolm. et Kozh. (*Melandrium apetalum* (L.) Fenzl) — почти циркумполярный арктоальпийский вид. Очень редко и единично, в пятнистых арктических тундрах.

36. *Minuartia rubella* (Wahlenb.) Hiern (*M. orthotrichoides* Schischk.) — циркумполярный арктический вид. Широко распространен в разного типа тундрах, почти всегда в значительном количестве.

37. *Sagina intermedia* Fenzl (?*S. nivalis* (Lindblad) Fries) — циркумполярный арктический вид. Очень редко и в небольшом количестве, в пятнистых арктических тундрах.

38. *Stellaria ciliatosepala* Trautv. — циркумполярный преимущественно арктический вид. Собран один раз на юго-западном побережье острова в 15 км к СЗ от полярной станции Санникова в зарослях *Alopecurus alpinus* вокруг озерка-лужи. 20 VII 1974. И. Н. Сафронова.

39. *Stellaria edwardsii* R. Br. — циркумполярный арктический вид. По всему острову в разных местообитаниях, чаще в значительном количестве.

40. *Stellaria humifusa* Rottb. — циркумполярный арктический вид. Очень редко, на приморских маршах вместе с *Puccinellia phryganodes*.

Сем. *Ranunculaceae*

41. *Caltha arctica* R. Br. s. str. — американско-сибирский арктический вид. По всему острову, обильно в луговых сообществах, на отмелях, в небольшом количестве в гипновых болотах, заболачивающихся водоемах.

42. *Ranunculus hyperboreus* Rottb. var. *samojedorum* (Rupr.) Perf. (*R. hyperboreus* Rottb.) — раса циркумполярного арктического вида. Редко, но в значительном количестве, на отмелях, в болотах, термокарстовых впадинах, заболачивающихся водоемах.

43. *Ranunculus nivalis* L. — циркумполярный преимущественно арктический вид. Довольно редко, на крутых склонах байджарахов, в мелкокочковатых арктических тундрах, трещиноватых щебнистых тундрах.

44. *Ranunculus pygmaeus* Wahlenb. — циркумполярный преимущественно арктический вид. Не часто, но обильно, на байджарахах, в мелкокочковатых арктических тундрах, в дюпонтиевых луговых сообществах.

45. *Ranunculus sabinii* R. Br. — почти циркумполярный высокоарктический вид. Широко распространен по всему острову, чаще в небольшом количестве, на лугах, отмелях, галечниковых террасах.

46. *Ranunculus sulphureus* Soland. — почти циркумполярный арктоальпийский вид. Очень обилен по всему острову в разных местообитаниях.

Сем. *Papaveraceae*

47. *Papaver lapponicum* (Tolm.) Nordh. — широко распространенный арктический вид. Встречен только в южной части острова в поймах рек, в мелкокочковатых арктических тундрах и на отмелях.

48. *Papaver polare* (Tolm.) Perf. — циркумполярный высокоарктический вид. По всему острову, обилен, в разнообразных местообитаниях.

49. *Papaver radicatum* Rottb. — циркумполярный арктический вид. Не часто, на байджарахах, в мелкокочковатых арктических тундрах, в трещиноватых щебнистых арктических тундрах.

Сем. *Cruciferae*

50. *Braya purpurascens* (R. Br.) Bunge — циркумполярный арктический вид. Очень редко.

51. *Cardamine bellidifolia* L. — циркумполярный арктоальпийский вид. Довольно широко распространен по острову, в небольшом количестве, в болотах, мелкокочковатых арктических тундрах.

52. *Cardamine pratensis* L. — циркумполярный арктобореальный вид. Довольно редко, в небольшом количестве, в долинных лугах, заболачивающихся водоемах.

53. *Cochlearia arctica* Schlecht. — циркумполярный арктический вид. Редко, в небольшом количестве, в болотах, на выходах известняков.

54. *Cochlearia groenlandica* L. — циркумполярный арктический вид. По всему острову, довольно обильно, в разнообразных местообитаниях.

55. *Draba alpina* L. — циркумполярный арктоальпийский вид. Не часто, в небольшом количестве, в болотах, мелкокочковатых арктических тундрах, на отмелях.

56. *Draba barbata* Pohle — восточносибирско-западноамериканский арктический вид. Не часто, в небольшом количестве, на эродированных участках, байджарахах, отмелях, в полигональных щебнистых арктических тундрах.

57. *Draba lactea* Adams — циркумполярный арктический вид. Редко, в небольшом количестве, в пятнистых арктических тундрах.

58. *Draba macrocarpa* Adams — циркумполярный арктический вид. Довольно часто и обильно, в полигональных арктических тундрах, гипновых болотах, на зарастающих галечниковых террасах.

59. *Draba oblongata* R. Br. — восточноевропейско-сибирско-американский арктический вид. По всему острову, иногда в значительном количестве, в разнообразных местообитаниях.

60. *Draba parvisiliquosa* Tolm. — восточносибирский гипоарктический вид. Собран однажды на юге острова в 12 км к СЗ от полярной станции Санникова в разреженной группировке по эродированному склону к морю. 20 VIII 1974. И. Н. Сафронова.

61. *Draba pauciflora* R. Br. (*D. micropetala* Hook., *D. adamsii* Ledeb.) — циркумполярный арктический вид. Часто и почти всегда обильно, в разнообразных местообитаниях.

62. *Draba pohlei* Tolm. — восточносибирский арктический вид. Очень редкое растение. В гербарии БИН АН СССР есть сборы Е. С. Короткевича на р. Балыктах, при выходе ее на Землю Бунге, 25 VII 1947.

Ю. А. Кручинин в 1956 г. собрал этот вид в окрестностях бухты Темп (Кручинин, 1963, с. 147).

63. *Draba pseudopilosa* Pohle — восточносибирско-западноамериканский арктический вид. Не редко, в небольшом количестве, на байджарахах, эродированных участках, в мелкокочковатых и трещиноватых щебнистых арктических тундрах.

64. *Draba subcapitata* Simm. — почти циркумполярный высокоарктический вид. Часто, в болотах в небольшом количестве, в остальных местообитаниях обильно.

65. *Eutrema edwardsii* R. Br. — циркумполярный арктоальпийский вид. Редко, в небольшом количестве. Растение долинных лугов.

Сем. *Saxifragaceae*

66. *Chrysosplenium alternifolium* L. — евразиатский арктобореальный вид. По всему острову, обильно, в моховых болотах.

67. *Saxifraga caespitosa* L. — циркумполярный арктоальпийский вид. По всему острову, очень обильно, в разнообразных местообитаниях.

68. *Saxifraga cernua* L. — циркумполярный арктоальпийский вид. По всему острову, очень обильно, в разнообразных местообитаниях.

69. *Saxifraga foliolosa* R. Br. (*S. comosa* Fellm.) — циркумполярный арктоальпийский вид. Довольно редко, но в значительном количестве, в основном в моховых болотах.

70. *Saxifraga hieracifolia* Waldst. et Kit. — циркумполярный арктоальпийский вид. Редко, в небольшом количестве, в моховых болотах, полигональных и трещиновато-пятнистых арктических тундрах, на зарастающих террасах. Б. Н. Городков приводит гибрид *S. hieracifolia* × × *S. nivalis*.

71. *Saxifraga hirculus* L. — циркумполярный арктоальпийский вид. Довольно широко распространен, в небольшом количестве на зарастающих террасах, отмелях, дюпонтиевых лугах, гипновых болотах.

72. *Saxifraga hyperborea* R. Br. (*S. rivularis* auct.) — циркумполярный арктический вид. Широко распространен, в небольшом количестве, в мелкокочкарных тундрах и болотах.

73. *Saxifraga nivalis* L. — циркумполярный арктоальпийский вид. Широко распространен, в небольшом количестве, в разнообразных местообитаниях.

74. *Saxifraga oppositifolia* L. ssp. *oppositifolia* — циркумполярный арктоальпийский вид. Часто и обильно в пятнистых и полигональных арктических тундрах, на зарастающих галечниковых террасах, эродированных участках, редко и в небольшом количестве встречается на болотах.

75. *Saxifraga platysepala* (Trautv.) Tolm. (*S. flagellaris* auct.) — почти циркумполярный высокоарктический вид. Характерное для острова растение, обильно в пятнистых арктических тундрах, по отмелям, заболоченным тундрам, гипновым болотам, редко и в небольшом количестве по трещиновато-пятнистым арктическим тундрам.

76. *Saxifraga serpyllifolia* Pursh — восточносибирско-западноамериканский арктоальпийский вид. Редко, в значительном количестве, в мелкокочкарных арктических тундрах.

77. *Saxifraga spinulosa* Adams — азиатский арктоальпийский вид. Широко распространен только на щебнистых склонах и вершинах Малахатинской возвышенности.

78. *Saxifraga tenuis* (Wahlenb.) H. Smith — циркумполярный арктический вид. Редко, в очень небольшом количестве, на отмелях.

Сем. *Crassulaceae*

79. *Rhodiola borealis* Boriss. — сибирский арктический вид. Очень редко.

Сем. *Rosaceae*

80. *Dryas punctata* Juz. (*D. octopetala* auct.) — преимущественно азиатский арктоальпийский вид. Редко, в небольшом количестве, на выходах известняков, байджарахах, в полигональных арктических тундрах.

81. *Potentilla hyparctica* Malte (*P. emarginata* Pursh) — циркумполярный арктический вид. Характерное растение, обильно в пятнистых и полигональных арктических тундрах, в небольшом количестве на байджарахах, редко и в небольшом количестве на болотах.

Сем. *Primulaceae*

82. *Androsace triflora* Adams — сибирский арктический вид. Довольно широко распространен, в небольшом количестве, в полигональных арктических тундрах, на отмелях.

Сем. *Boraginaceae*

83. *Eritrichium villosum* (Ledeb.) Bunge — сибирский арктоальпийский вид. Довольно широко распространен в полигональных, пятнистых арктических тундрах, на галечниковых террасах, отмелях.

Сем. *Scrophulariaceae*

84. *Lagotis minor* (Willd.) Standl. — восточноевропейско-сибирско-американский арктогольцовый вид. Редко, в небольшом количестве, в сильно увлажненных типах местообитаний.

Сем. *Valerianaceae*

85. *Valeriana capitata* Pall. — циркумполярный гипоарктоальпийский вид. Собран однажды в вегетативном состоянии в южной части острова в 8 км к СЗ от полярной станции Санникова в мелкокочкарной тундре. 21 VII 1974. О. И. Сумина.

Сем. *Asteraceae*

86. *Nardosmia frigida* (L.) Hook. — евразиатско-западноамериканский гипоарктический вид. Не часто, в значительных количествах, на гипновых болотах.

87. *Saussurea tilesii* Ledeb. (*S. ledebourii* auct.) — восточносибирский арктоальпийский вид. Довольно редко, в полигональных, мелкокочковатых арктических тундрах, на байджарахах.

88. *Senecio atropurpureus* (Ledeb.) B. Fedtsch. (*S. frigidus* auct.) — западноамериканско-сибирский арктоальпийский вид. Редко, в небольшом количестве, в пятнистых арктических тундрах, гипновых болотах.

89. *Taraxacum hyparcticum* Dahlst. — восточносибирско-американский арктический вид. Очень редко, в полигональных арктических тундрах.

Флора о. Котельный по соотношению элементов относится к высокоарктическим флорам. Из 89 видов, известных в настоящее время, 46 являются арктическими и преимущественно арктическими, 30 — арктоальпийскими, высокоарктических видов (которые и во всей Арктике очень малочисленны) — 5. Другие зональные географические группы во флоре о. Котельный представлены следующим образом: гипоарктических видов — 4, арктобореальных — 3, гипоарктоальпийских — 1.

Из долготных географических групп значительно преобладают циркумполярные и почти циркумполярные виды — 59 (66.3%); другие имеют

незначительное участие: 8 видов (9%) сибирских и преимущественно сибирских, по 3 вида восточносибирских, восточносибирско-западноамериканских, широко распространенных, по 2 вида — евразиатских, азиатских, сибирско-американских, восточноевропейско-сибирско-американских, по 1 виду включают группы евразиатско-американская, восточноевропейско-сибирская, восточносибирско-американская, американско-сибирская, западноамериканско-сибирская.

Семейства *Cruciferae* (16 видов), *Gramineae* (16 видов) и *Saxifragaceae* (13 видов) являются ведущими во флоре о. Котельный. В семействах *Caryophyllaceae* — 8 видов, *Ranunculaceae* — 6, *Cyperaceae* — 5, *Asteraceae* — 4. Семейства *Juncaceae*, *Salicaceae*, *Polygonaceae*, *Papaveraceae* представлены каждое тремя видами, *Rosaceae* — двумя и по одному виду в семействах *Equisetaceae*, *Liliaceae*, *Crassulaceae*, *Primulaceae*, *Boraginaceae*, *Scrophulariaceae*, *Valerianaceae*.

ЛИТЕРАТУРА

Городков Б. Н. (1956). Растительность и почвы о. Котельного (Новосибирский архипелаг). В кн.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 2. М.—Л. — Кручинин Ю. А. (1963). Физико-географические наблюдения на о. Котельном (район бухты Темп). В кн.: Новосибирские острова. Тр. Аркт. и Антаркт. н.-иссл. инст. Л. — Тихомиров Б. А. (1948). К характеристике флоры западного побережья Таймыра. Петрозаводск. — Толмачев А. И. (1935). Флора центральной части восточного Таймыра. Тр. Полярной Комиссии, 3, 25. Л.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 IV 1979.

УДК 581.9 : 502.72 (477.62)

Д. Я. Зацепина, Н. А. Хлевная

О ФЛОРЕ МЕЛОВЫХ ОБНАЖЕНИЙ ЗАКАЗНИКА «ГОРЫ АРТЕМА»

D. Y. ZATSEPINA, N. A. KHLEVNAJA. ON THE FLORA OF THE CHALK OUTCROP IN THE RESERVE «ARTEM MOUNTAINS»

Кратко излагаются результаты анализа флоры заказника «Горы Артема»: систематическая структура флоры, состав и соотношение в ней жизненных форм, экологических типов, ценотических групп и географических элементов. Отмечается специфичность флоры: наличие в ее составе редких, реликтовых и эндемичных растений.

Заказник «Горы Артема», учрежденный в 1963 г. как флористический памятник республиканского значения, расположен по правому берегу долины р. Северский Донец, у с. Богородичное Славянского р-на Донецкой обл. Площадь заказника около 1 тыс. га. Его территория является местом произрастания редких, реликтовых и эндемичных растений.

Флора меловых обнажений и осыпей долины Северского Донца изучена довольно обстоятельно. Ее изучением занимались Д. И. Литвинов (1890), В. И. Талиев (1905—1906), Б. М. Козо-Полянский (1931), Ф. О. Гринь (1938), М. И. Котов (1939, 1953, 1962), О. Н. Дубовик (1960, 1965), С. С. Морозюк (1971) и др.

Однако со времени организации заказника систематическое изучение флоры не проводилось. В связи с этим с 1976 г. кафедра ботаники Донецкого государственного университета начала исследование меловой флоры заказника «Горы Артема» с целью изучения ее качественного состава, динамики и соотношения между флористическими элементами для выявления и учета ценных и редких видов растений.

Видовой состав и специфичность флоры заказника обусловлены в первую очередь неоднородностью условий местообитания. В этом районе

на дневную поверхность выходят меловые пласты, относящиеся к сеноманскому, туронскому и сенонскому ярусам верхнемеловой эпохи. Мел подстилается третичными глинами, сверху покрыт третичными песками и четвертичными лёссовидными суглинками. Отложения мела неоднородны по физическим свойствам. Там, где они выступают в виде монолита, поверхность разделена большим числом глубоких и мелких трещин на отдельные участки. В верхней части склоны покрыты слоем щебня и мелкозема. У основания образуются шлейфы, а в устье оврагов — конусы выносов, сложенные материалами, принесенными водой и ветром. Основная часть меловых склонов сильно эродирована.

В систематическом отношении флора заказника весьма разнообразна. В течение двух полевых сезонов нами отмечено 280 видов сосудистых растений, принадлежащих к 49 семействам. Ведущее место по числу видов принадлежит 11 семействам: *Asteraceae* (48 видов), *Lamiaceae* (28), *Scrophulariaceae* (21), *Poaceae* (20) и другим, включающим вместе более 70% общего числа видов. Среди остальных семейств в составе 21 из них насчитывается по 2—6 видов, а 17 семейств представлены всего одним видом.

В связи с неоднородностью условий местообитания, усиливающейся под влиянием антропогенных воздействий, флора заказника отличается значительным разнообразием жизненных форм — от древесных до травянистых малолетников.

Основной жизненной формой являются травянистые многолетники (173 вида, или 61.8%), главным образом — стержнекорневые растения. Среди них довольно обычны бедренец меловой *Pimpinella titanophila* Woronow, качим кистевидный *Gypsophila paniculata* L., астрагал эспарцетный *Astragalus onobrychis* L., шалфей мутовчатый *Salvia verticillata* L. и др. Сравнительно небольшое участие в составе ассоциаций травянистых многолетников принимают злаки, осоки, ситники — 21 вид.

Несмотря на господство травянистых многолетников, весьма заметную роль в составе флоры заказника играют малолетники (60 видов). Наличие во флоре малолетников связано с влиянием антропогенных факторов — выпасом животных в нижней части склонов, распашкой, которая подходит к верхнему краю склонов, приводящих к усилению интенсивности эрозионных процессов, нарушению почвенного и растительного покровов. Малолетников больше в травостое нижней части склонов коренного берега и на лесных полянах, что в значительной степени обусловлено массовым посещением этих живописных мест долины Северского Донца туристами и отдыхающими.

На долю древесно-кустарниковых жизненных форм в составе флоры приходится всего 47 видов. В верхнем ярусе сосновых лесов господствует сосна меловая *Pinus cretacea* Kalenicz. Под пологом сосны встречаются липа сердцелистная *Tilia cordata* Mill., дуб обыкновенный *Quercus robur* L. В нижних частях склонов довольно обычны береза повислая *Betula pendula* Roth, тополь черный *Populus nigra* L. В подлеске произрастают клен полевой *Acer campestre* L., клен татарский *A. tataricum* L., скумпия обыкновенная *Cotinus coggygria* Scop., лещина обыкновенная *Corylus avellana* L., свидина кроваво-красная *Swida sanguinea* (L.) Opiz.

Наличие в составе флоры заказника кустарников и полукустарничков (26 видов, или около 13% от общего состава флоры) связано с хорошей приспособленностью этих растений к существованию на слаборазвитых почвах и почвах облегченного механического состава. Ведущая роль среди них принадлежит видам чабреца — чабрецу меловому *Thymus cretaceus* Klok. et Shost. и чабрецу известняковому *T. calcareus* Klok. et Shost., иссопу меловому *Hyssopus cretaceus* Dubjan, норичнику меловому *Scrophularia cretacea* Fisch. ex Spreng., льну украинскому *Linum ucranicum* Czern., дроку донскому *Genista tanaitica* P. Smirn. Эти виды выступают в качестве доминантов и эдификаторов меловых экотопов.

В связи с тем, что исследуемая территория характеризуется почвами легкого механического состава и недостаточным увлажнением, экологический спектр растений не отличается разнообразием. Основными являются два экологических типа — мезофиты и ксерофиты, причем последние включают более 50% общего числа видов. Среди ксерофитов на меловых склонах довольно часто встречаются овсяница валлисская *Festuca valesiaca* Gaudin s. l., шалфей поникающий *Salvia nutans* L., василек русский *Centaurea ruthenica* Lam.

На склонах северной экспозиции и в понижениях распространены мезоксерофиты, составляющие более 10% от общего числа отмеченных видов: венечник ветвистый *Anthericum ramosum* L., барвинок травянистый *Vinca herbacea* Waldst. et Kit., коровяк клинолистный *Verbascum lychnitis* L. и др. На небольших участках с ненарушенными коренными ценозами встречаются ксерофильные и мезоксерофильные виды ковылей: тырса *Stipa capillata* L., ковыль Лессинга *S. lessingiana* Trin. et Rupr., ковыль перистый *S. pennata* L. s. str., ковыль украинский *S. ucrainica* P. Smirn.

Господство ксерофитов обусловлено расположением заказника «Горы Артема» в пределах степной зоны, физическими и химическими особенностями субстратов, миграцией по речной долине с юго-востока представителей типичной «иссоповой флоры», значительным участием в травостое малолетников, представленных преимущественно степными ксерофитами.

Естественным является наличие во флоре петроксерофитов. На их долю приходится 73 вида, или 26.2% от общего состава. Среди петроксерофитов наиболее обычны иссоп меловой, оносма донская *Onosma tanaitica* Klok., норичник меловой, ясменник сероплодный *Asperula tephrocarpa* Czern. и некоторые другие. Эти растения играют важную ценотическую роль в составе пионерных и более или менее сложившихся группировок на меловом субстрате.

Вместе с тем в составе флоры весьма заметную роль играют мезофильные растения (более 41%). К их числу относятся все лиственные древесные породы, некоторые травянистые растения лесных и луговых ценозов — ландыш майский *Convallaria majalis* L., купена душистая *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, мятлик узколистный *Poa angustifolia* L., вязель пестрый *Coronilla varia* L., дербенник иволистный *Lythrum salicaria* L. Весьма существенное участие во флоре видов мезофильных экологических типов — луговых и лугово-степных — обусловлено наличием на меловых склонах лесных фитоценозов и незначительных по площади микропонижений, отличающихся более высоким увлажнением и развитым почвенным покровом.

На основе ценотической приуроченности растений выделены следующие ценотические группы: лесная, степная, луговая, группы паразитов и сорно-рудеральных растений. В составе ценотических групп исследуемой территории господствующее положение занимает степная, включающая 150 видов, или 53.5% всей флоры заказника. Из числа степных видов заметную ценотическую роль здесь играют тонконог гребневидный *Koeleria cristata* (L.) Pers., тонконог Талиева *K. talievii* Lavr. , качим высокий *Gypsophila altissima* L., астрагал белостебельный *Astragalus albicaulis* DC., копеечник крупноцветковый *Hedysarum grandiflorum* Pall. и др.

Всего около трети видов относится к луговой и лесной группам, что связано с далеко зашедшим процессом остепнения речной долины. Значительное участие (13%) во флоре заказника принимают виды сорно-рудеральной группы. Это — марь белая *Chenopodium album* L., просвирник пренебреженный *Malva neglecta* Wallr., крапива двудомная *Urtica dioica* L.

Флора меловых отложений заказника «Горы Артема» состоит из различных по происхождению и распространению географических элементов, что свидетельствует об относительной молодости флористического комплекса. Ядро флоры составляют виды, связанные происхождением

с аридными центрами Евразиатской, Арало-Каспийской пустынно-степной и Субсредиземноморской областей. Эти виды входят в состав номадийского, понтического и субсредиземноморского типов геоэлемента. Довольно обычны среди них полынь Лерха *Artemisia lerchiana* Web. ex Stechm., солнцецвет меловой *Helianthemum cretaceum* (Rupr.) Juz. ex Dobrocz., лен австрийский *Linum austriacum* L., вероника степная *Veronica steppacea* Kotov. Вместе с узкими эндемиками флоры Юго-Востока УССР виды, происходящие из аридных центров, составляют больше половины общего числа видов флоры заказника. Наличие эндемичных растений свидетельствует о самобытности и специфичности флоры меловых обнажений. На долю эндемиков приходится около трети состава флоры (90 видов). Наибольшим содержанием эндемиков отличаются семейства *Asteraceae*, *Lamiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Rosaceae*, однако лишь незначительное число эндемичных растений увеличивает площадь своего распространения за счет молодых обнажений, образующихся в результате хозяйственной деятельности человека. На таких обнажениях сначала формируются растительные группировки неопределенного состава из сорно-рудеральных видов и растений, сохранившихся от предыдущих формаций. Позднее доминантами и эдификаторами группировок становятся иссоп меловой, бедренец меловой, норичник меловой, чабрец меловой, юринея короткоголовая *Jurinea brachycephala* Klok. и некоторые другие растения.

Наиболее узкими эндемиками являются эндемики бассейна Северского Донца — сосна меловая, двурядник меловой *Diplotaxis cretacea* Kotov, тонконог Талиева, погремок меловой *Rhinanthus cretaceus* Vass., шлемник меловой *Scutellaria creticola* Juz.

Как показал анализ флоры, в заказнике «Горы Артема» встречаются представители флор «сниженных Альп» и «иссоповой флоры», здесь проходит граница их контакта. Из числа «сниженных альпийцев» отмечен только один вид — шлемник меловой, основной ареал которого находится северо-западнее региона Донбасса. Виды иссоповой флоры представлены сравнительно полно. Они проникли в долину Северского Донца из засушливых областей Субсредиземноморья. Многие из них играют заметную роль в растительных группировках меловых склонов. Здесь довольно обычны ясменник сероплодный, чабрец меловой, чабрец известняковый, дубровник беловойлочный, иссоп меловой и ряд других.

Из числа редких и эндемичных видов флоры заказника в «Красную книгу» (1975) включены сосна меловая, иссоп меловой, норичник меловой, шафран сетчатый *Crocus reticulatus* (Bieb.) Rodionenko, горицвет волжский *Adonis wolgensis* Stev. На территории заказника требуют охраны душица обыкновенная *Origanum vulgare* L., ландыш майский, истод меловой *Polygala cretacea* Kotov, копеечник крупноцветковый, ковыль Лессинга, ковыль перистый и некоторые другие, численность которых сокращается в результате несоблюдения правил и норм сбора лекарственных и декоративных растений.

Таким образом, флора заказника «Горы Артема» отличается своеобразием и высокой степенью эндемизма. В ее составе много реликтовых и редких видов растений. Поскольку Славяногорье представляет собой уникальный природно-территориальный комплекс, необходимо как можно быстрее решить вопрос об организации природного парка вокруг г. Славяногорска, куда вошел бы и заказник «Горы Артема».

ЛИТЕРАТУРА

Гринь Ф. О. (1938). К вопросу о динамике растительности меловых обнажений. Геоботанический сборник, 2. — Дубовик О. Н. (1960). Интересные и редкие растения, собранные в заповеднике Стрелецкая степь Луганской области и на смежных с ним территориях. Укр. бот. ж., XVII, 6. — Дубовик О. Н. (1965). Основные черты развития флоры Донецкой лесостепи. Автореф. канд. дис. — Козо-Полянский Б. М. (1931). В стране живых ископаемых. М. — Котов М. И. (1939). Флора и растительность меловых обнажений и их использование в сельском хозяйстве. Ж. Інст. бот. АН УССР, 21—22. — Котов М. И. (1953). Флора меловых обнажений

в бассейне Северского Донца в связи с геологическим возрастом и литологическим составом пород. Бот. ж. АН УССР, 10, 2. — Котов М. И. (1962). Редкие, эндемичные и исчезающие виды растений УССР и необходимость их охраны. Охрана и заповедное дело в СССР, бюл., 7. — Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. (1975). Под ред. А. Л. Тахтаджана. — Литвинов Д. И. (1890). Геоботанические заметки о флоре Европейской России. Бюл. МОИП, XII, 4. — Морозюк С. С. (1971). Эндемические растения и краткая история развития флоры меловых обнажений бассейна реки Северский Донец. Укр. бот. ж., XXVIII, 3. — Растительность УССР. (1973). Киев. — Талиев В. И. (1905—1906). Растительность меловых обнажений Южной России. Тр. общ. испыт. прир. при Харьков. унив., 40, 2. — Флора европейской части СССР. (1974). Т. I. Л.

Донецкий государственный университет. Получено 11 IV 1979.

УДК 582.998

Т. П. Березовская, Е. А. Серых, В. П. Амельченко

О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ *ARTEMISIA PECTINATA (ASTERACEAE)*

T. P. BERESOVSKAJA, E. A. SERYCH, V. P. AMELJCZENKO. ON THE SYSTEMATIC POSITION OF *ARTEMISIA PECTINATA (ASTERACEAE)*

Исследовались анатомические, морфологические и биологические особенности, число хромосом, качественный состав фенолов и эфирного масла у *Artemisia pectinata*. Выявлено, что диплоидный набор хромосом у этого вида равен 18. Хроматографически обнаружен кумарин скополетин, в эфирном масле — фенол креозол, в терпеновой фракции — α-пинен, камфен, цинеол, камфора. Проазулены не найдены. Исследования показали, что по всем выше перечисленным показателям отсутствуют существенные качественные отличия *A. pectinata* от других представителей рода *Artemisia*. Авторы считают целесообразным включить этот вид в состав рода *Artemisia*.

A. pectinata — полынь гребенчатая — была выделена в монотипный род *Neopallasia* Poljak.[1] (Поляков, 1955, 1961, 1967) на основании особого строения цветка и семянок, а также биологии цветения, которые, по мнению П. П. Полякова, отличают этот вид от других полыней. Однако большинство исследователей (Филатова, 1964; Пешкова, 1972; Лавренко, Сумерина, 1974 , и др.) по-прежнему включают этот вид в состав рода *Artemisia* L. Отсутствие единой точки зрения на таксономическое положение *A. pectinata* явилось основанием для настоящего исследования, целью которого было изучение анатомо-морфологических и биологических признаков, а также химического состава эфирного масла у *A. pectinata*.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Для проведения анатомических исследований делали поперечные и парадермальные срезы соответствующих частей гербарных образцов растений ручным способом. Препараты окрашивали для выявления эфирных масел, смол и механических тканей по классическим методикам (Джапаридзе, 1953; Прозина, 1960). Препараты зарисовывали с помощью рисовального аппарата РА-1 на уровне предметного столика. Биологию цветения исследовали на живых растениях в степях Тувинской АССР. Определение числа хромосом проводили в клетках кончиков корешков, полученных из проросших семянок, обработанных 0.1%-м раствором колхицина и окрашенных по методике Ю. А. Смирнова (1968). Состав эфирного масла изучался и кислоты анализировались методом нисходящей хроматографии (Алимова, 1960); качественный состав фенолов — методом бумажной и тонкослойной хроматографии (Бандюкова, 1965).

[1] Латинские названия приведены по «Флоре СССР», т. 26, 1961.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Анатомо-морфологические особенности *Artemisia pectinata*

Стебли, как у большинства видов полыней, слабо ребристые, имеющие пучковый тип строения в верхней части (рис. 1, *А*, *Б*) и непучковый тип в нижней части (рис. 1, *В*). Клетки эпидермы стебля удлиненные и узкие, аналогичные тем, что свойственны другим видам полыней (Березовская, Гачик, 1973; Березовская и др., 1976). На эпидерме стебля находятся типичные для полыней Т-образные волоски (рис. 1, *Г*). Эндодерма четко выражена (рис. 1, *Б*). В центральном цилиндре хорошо развита склеренхима (рис. 1, *А*—*В*). Корень стержневого полиархного типа (рис. 1, *Д*). В коровой части участки склеренхимы чередуются с участками, содержащими секреторные вместилища, в которых локализуется смола (рис. 1, *Д*).

Листовая пластинка рассечена на сегменты, несущие нитевидные на верхушке игольчатые сегментики, построенные по изолатеральному типу (на поперечном срезе, рис. 1, *Е*, *Л*). Мезофилл представлен столбчатой паренхимой, в центре листовых сегментиков располагается склеренхимный тяж — сильно склерефицированный проводящий пучок (рис. 1, *И*, *К*, *Л*). Клетки эпидермы листа с верхней стороны менее извилистые, чем с нижней (рис. 1, *Ж*, *З*), причем с нижней стороны сильно кутинизированные; волоски отсутствуют, железки очень редки. Кутикула на нижней стороне листа складчатая (рис. 1, *З*).

Листики обертки гладкие, широкопленчатые по краю (рис. 2, *А*). Клетки эпидермы обертки удлиненные с прямыми стенками (рис. 2, *В*). Эфирномасличные железки встречаются редко. В центре листиков в области жилки располагаются склеренхимные клетки и эфирномасличные вместилища (рис. 2, *А*, *Б*).

Цветки двух типов: краевые — пестичные, центральные — обоеполые (рис. 2, *Д*, *Е*). Венчики обоеполых цветков 5-зубчатые, с буроватыми или бледно-фиолетовыми краями. Пестичные цветки 4—5-зубчатые, но зубчики более мелкие, слабо выраженные, иногда почти незаметные и в таком случае венчики почти цельнокрайные. Подобное строение венчиков пестичных цветков характерно также для некоторых других видов полыни: *A. annua*, *A. palustris* L., *A. scoparia* Waldst. et Kit. Венчики обоеполых цветков полыни гребенчатой также не отличимы от венчиков подобных цветков других представителей рода.

Цветоложе остроконическое, голое с хорошо выраженными кольцевыми возвышениями, напоминающими кольцевые валики при основании венчиков цветков (рис. 3, *Г*, *Д*). Нередко на цветоложе располагаются железки овальной формы, характерной не только для *A. pectinata* (рис. 2, *Г*, *Ж*; 3, *Г*), но и для многих других видов рода. Такое цветоложе отмечено также у полыней подрода *Seriphidium* (Bess.) Peterm.

Семянки довольно крупные (1.9—3.8 мм дл. и 2—2.3 мм шир.) с сильно ослизняющимся перикарпием (рис. 3, *А*, *В*). Сильное ослизнение перикарпия семянок наблюдается и у других видов полыней (Коробков, 1973; Березовская, Гачик, 1973; Березовская и др., 1976).

По мнению П. П. Полякова, семянки *A. pectinata* имеют особую треугольно-сжатую форму, не встречающуюся у других видов полыней. Однако, как показали наши исследования, подобная форма семянок отмечена также у *A. anethifolia* Web. и свойственна недоразвитым семянкам многих других видов полыней. В большинстве своем полноценные зрелые семянки *A. pectinata* и других представителей рода *Artemisia* имеют обратнояйцевидную форму (рис. 3, *В*), а на поперечном срезе они округлые. Перикарпий семянок довольно густо покрыт слизевыми клетками, по форме, размерам и утолщенным перегородкам не отличающимися от слизевых клеток многих других видов полыней. Клетки семенной эпидермы средней толщины (3—5 мкм толщ. — рис. 3, *Б*), вытянуты в длину

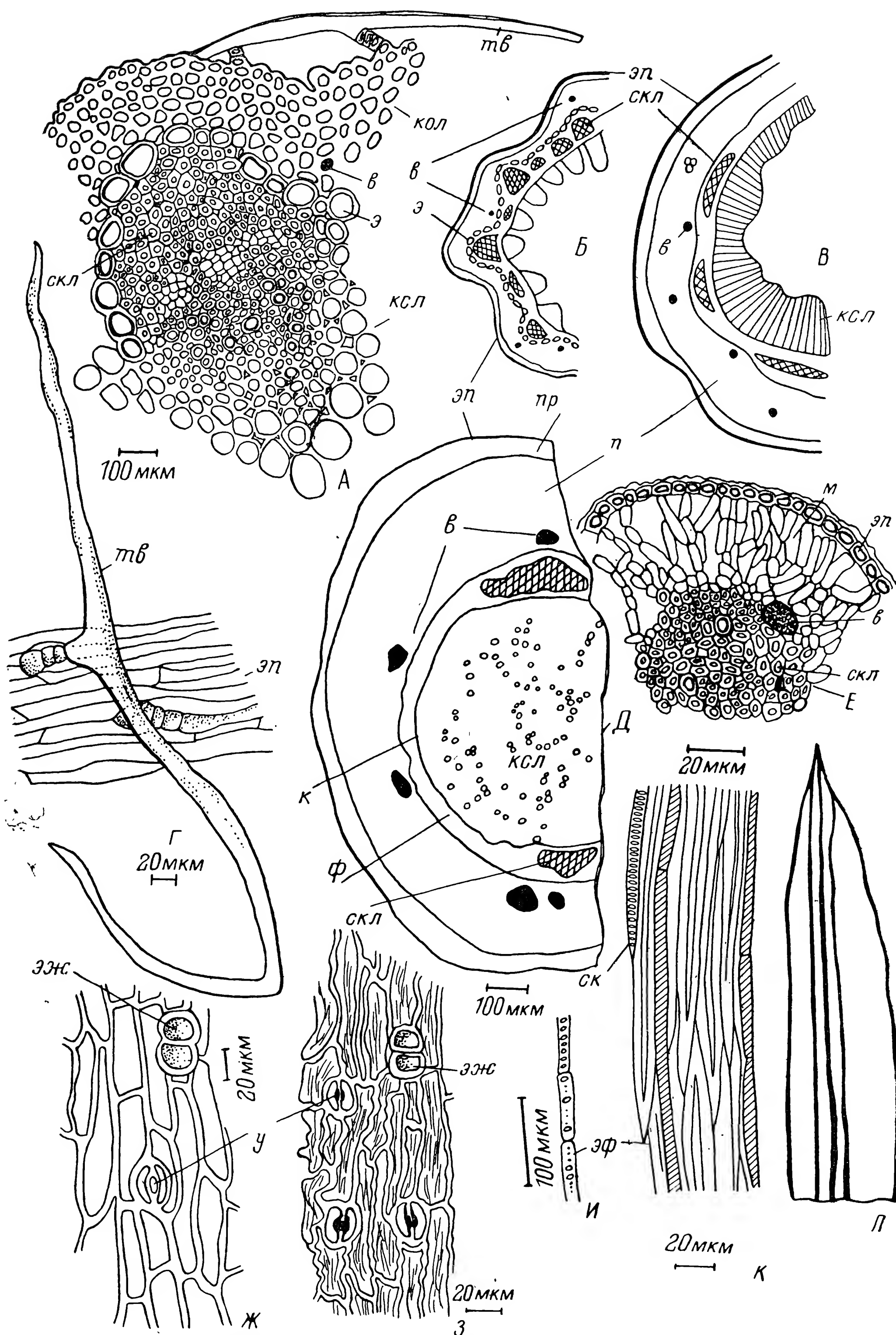


Рис. 1. Анатомо-морфологические особенности вегетативных органов полыни гребенчатой *Artemisia pectinata.*

А — проводящий пучок стебля; *Б* — схема строения стебля в средней, *В* — в нижней части; *Г* — эпидерма стебля с Т-образным волоском; *Д* — схема строения корня; *Е* — поперечный срез листового сегментика (часть среза); *Ж* — верхняя, *З* — нижняя эпидерма листа; *И* — элемент флоэмы; *К* — центральная часть жилки листа; *Л* — часть листового сегментика.

в — вместилище, *тв* — Т-образный волосок, *ксл* — ксилема, *скл* — склеренхима, *кол* — колленхима, *ск* — сосуд ксилемы, *м* — мезофилл, *к* — камбий, *эф* — элемент флоэмы, *пр* — пробка, *п* — паренхима, *э* — эндодерма, *эп* — эпидерма, *эж* — эфирномасличные железки, *ф* — флоэма, *у* — устьица.

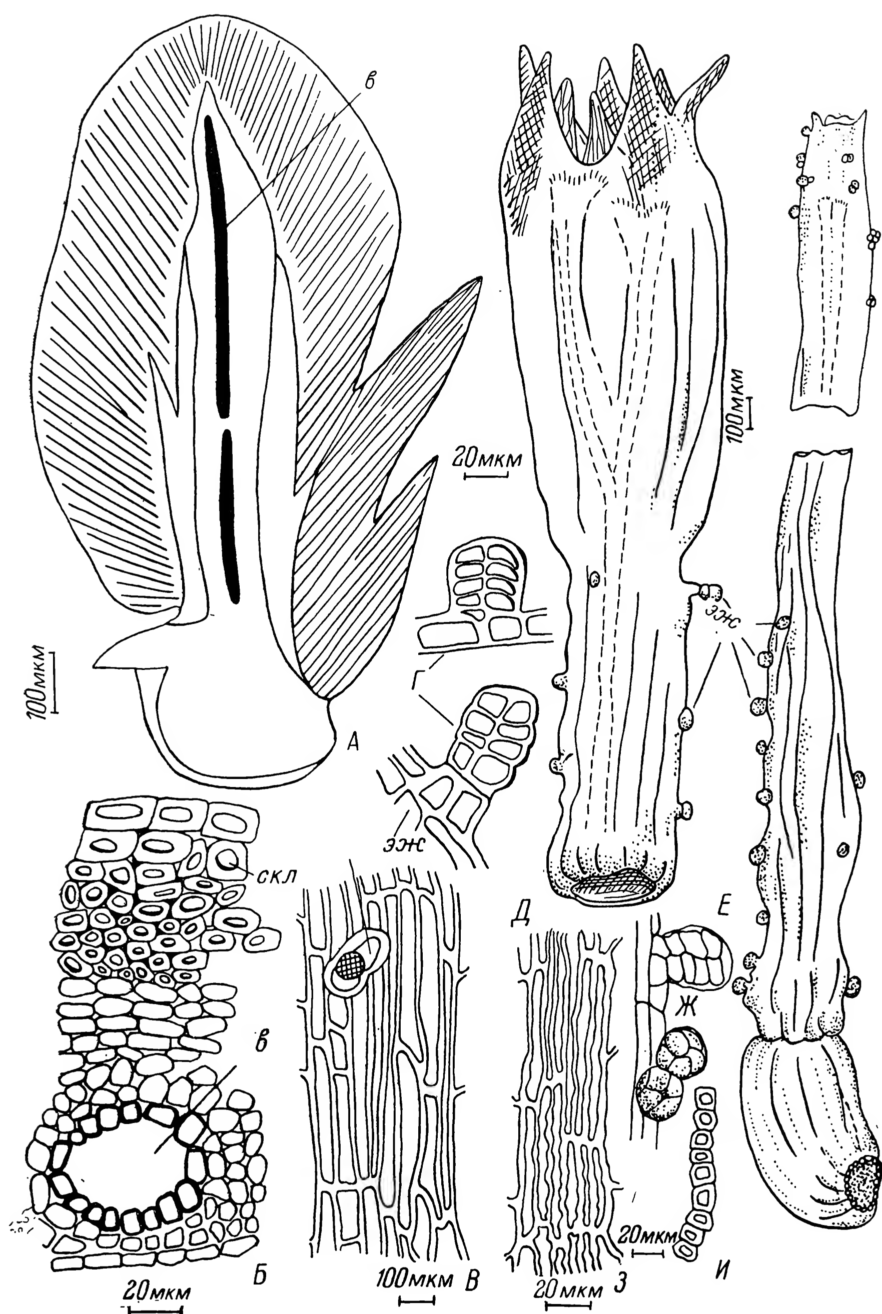


Рис. 2. Анатомо-морфологические особенности обертки и цветков полыни гребенчатой *Artemisia pectinata* Pall.

А — листик обертки, *Б* - поперечный срез через вместилище, *В* — эпидерма листика обертки в центральной части его, *Г* — железки в основании венчика обоеполого цветка, *Д* — обоеполый цветок, *Е* — пестичный цветок, *Ж* — железки пестичного цветка, *З* — эпидерма венчика цветков в основании, *И* — клетки кольцевого валика в основании цветка в месте прикрепления завязи. Обозначения те же, что и на рис. 1.

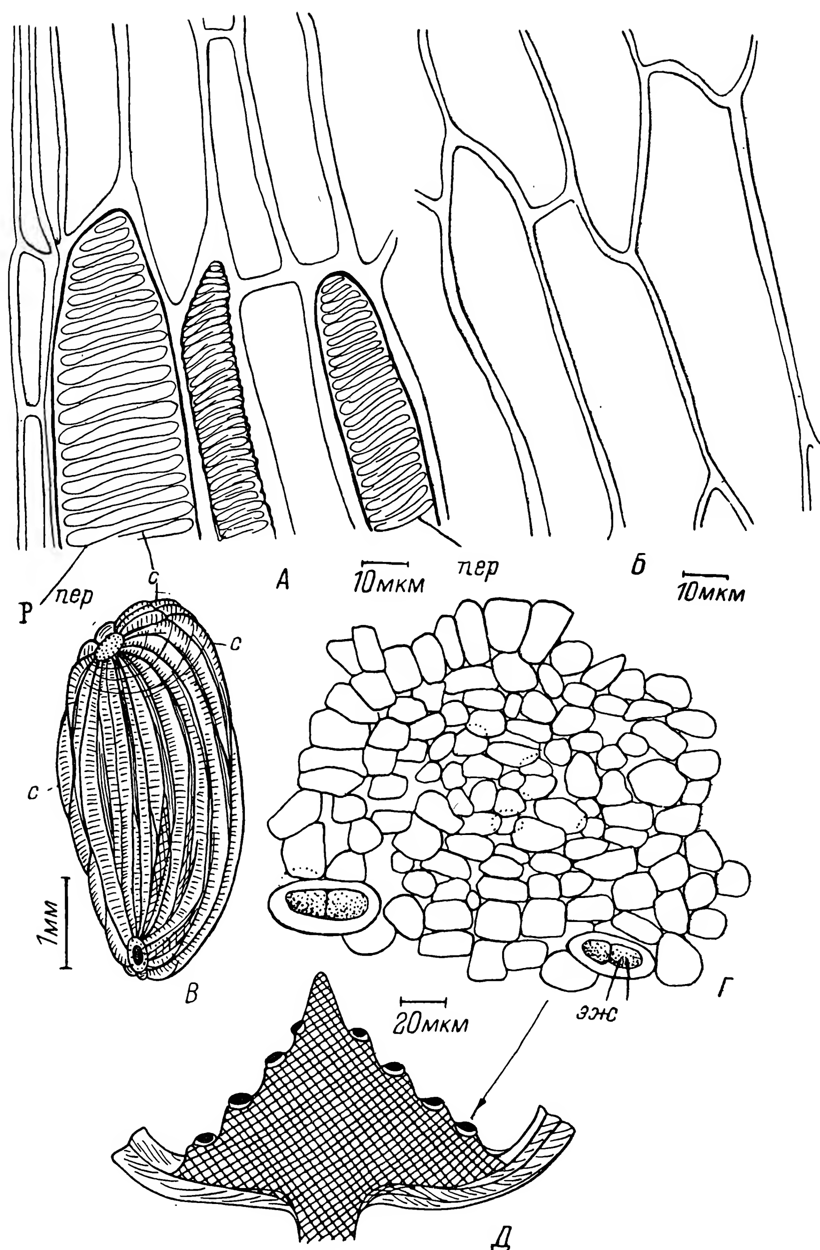


Рис. 3. Строение семянок и цветоложа *Artemisia pectinata* Pall.

А — эпидерма перикарпия семянок со слизевыми клетками, *Б* — семенная эпидерма, *В* — семянка в набухшем состоянии (более светлые продольные участки с продольной штриховкой — слизевые клетки, темные продольные полосы — участки эпидермы перикарпия семянок), *Г* — вид сверху на место прикрепления цветка к цветоложу, *Д* — продольный срез цветоложа (схема). с — слизевые клетки (в набухшем состоянии), видны перегородки — (*пер*).

и по своей форме наиболее близки к клеткам видов секции *Abrotanum* Bess. подрода *Artemisia*, а также к *A. nitrosa* Web., относящейся к подроду *Seriphidium* (Bess.) Peterm.

Особенности цветения и опыления полыни гребенчатой

Одним из существенных признаков, на основании которого Поляков выделял *A. pectinata* в самостоятельный род, является самоопыление центральных цветков, в результате которого якобы наблюдается недоразвитие самых центральных обоеполых цветков. Исследования Н. С. Филатовой (1964) показали, что обоеполые недоразвитые цветки, а также недоразвитые краевые пестичные цветки встречаются на цветоложе у *A. palustris* и *A. annua*. Проведенные нами исследования показывают, что недоразвитие цветков полыней — более широко распространенное явление, чем это считалось до сих пор, и оно свойственно как обоеполым, так и пестичным цветкам почти всех видов полыней.

По литературным данным (Беспалова, 1964) было известно, что полыни цветут хазмогамно, а их цветки дихогамичны. Для *A. pectinata* таких данных нет. Наши исследования, проведенные в период цветения *A. pectinata*(в 1973, 1975 гг. в тувинских степях), показали, что цветки этого вида опыляются с помощью ветра, но не при закрытых корзинках, как считал Поляков (1955, 1961), и, кроме того, наблюдается чередование пестичной и тычиночной стадий развития. Одни и те же цветки в одной корзинке не могут одновременно находиться в обеих стадиях, т. е. высыпать пыльцу и выдвигать рыльца (именно в этот момент они способны к оплодотворению) в противоположность разным цветкам в одной корзинке, что облегчает их переопыление. У *A. pectinata*, как и у других представителей семейства сложноцветных, наблюдается центробежное распускание цветков, что предотвращает самоопыление цветков. Как известно, процесс оплодотворения очень чувствителен к условиям среды, нарушение которых приводит к недоразвитию семянок. Самые внутренние цветки у *A. pectinata* в большинстве корзинок остаются недоразвитыми. Вероятно, это явление может быть связано с условиями существования этого вида, обитающего в опустыненных степях Азии (Лавренко, Сумерина, 1974). Исследования различных растений рядом ученых показали, что наибольшее недоразвитие гинецея в цветках происходит в условиях высокоаридного климата (Минина, 1938; Минина, Мацкевич, 1944; Джапаридзе, 1965; Львова, 1975, и др.). В свете этих данных наблюдаемое у *A. pectinata* недоразвитие цветков и семянок в центре цветоложа может рассматриваться как отражение наибольшей специализации их в аридных условиях существования. О высокой специализации *A. pectinata* свидетельствуют также данные анатомических исследований, изложенные выше и показывающие, что все органы, как вегетативные, так и генеративные, характеризуются высокой ксерофитизацией, на что указывал еще И. М. Крашенинников (1958). Однако сильное недоразвитие семянок, их большое ослизнение, узкие, почти нитевидные, игловидно заостренные сегментики листьев, — эти и другие признаки высокой ксерофитизации *A. pectinata* не являются узкоспецифическими только для этого вида. Представители подрода *Seriphidium* характеризуются еще более специализированными признаками.

Исследование эфирного масла и фенолов полыни гребенчатой

Выход эфирного масла составляет 0.04% (в расчете на воздушно-сухой вес). Физико-химические константы (d_{20}^{20} 0.7899, n_D^{20} 1.5069) соответствуют литературным данным (Горяев и др., 1962). Масло полыни гребенчатой — прозрачная светло-желтая жидкость с резким своеобразным запахом. При гидродистилляции часть эфирного масла уходит в отгонные воды. В эфирном масле содержится 3.8% кислот, 36.6% фенолов. В кислотной фракции идентифицирована муравьиная кислота,

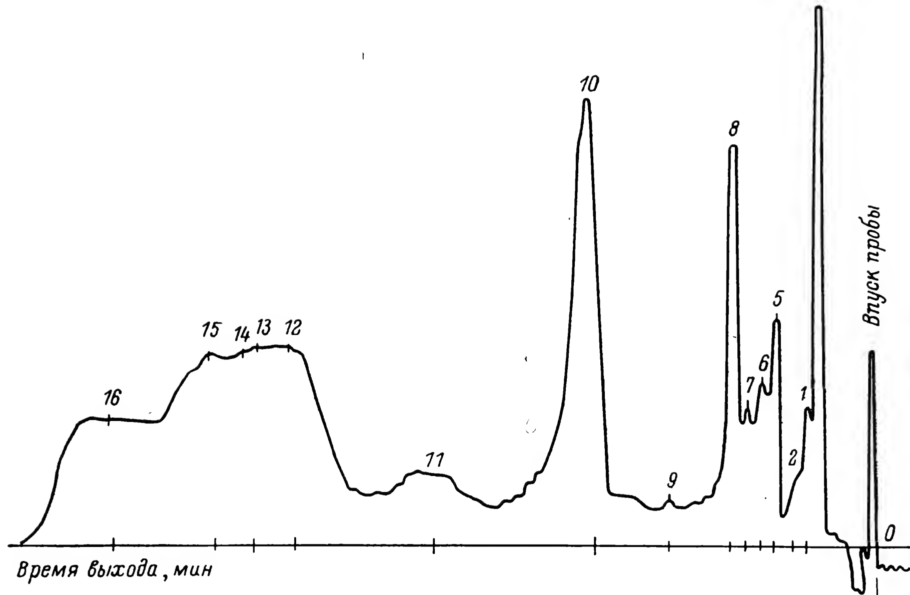


Рис. 4. Газожидкостная хроматограмма эфирного масла из надземной части *Artemisia pectinata* Pall.

Температура колонки 150° C, скорость газа-носителя (гелия) 75 мл/мин. Цифрами обозначены пики, соответствующие веществам: *6* — α-пинен, *7* — камфен, *9* — цинеол, *15* — камфора.

присутствует кислота с Rf=0.88—0.90. Хроматография позволила идентифицировать из фенолов креозол, в терпеновой фракции идентифицированы α-пинен, камфен, камфора, цинеол (рис. 4), проазулены не обнаружены. Окраска эфирного масла *A. pectinata* и до щелочной обработки сырья, и после нее не изменилась.

Данные хроматографического анализа спиртового экстракта из сырья *A. pectinata* по сравнению с другими видами рода *Artemisia* (рис. 4, *5*), как близкими, так и далекими в систематическом отношении, свидетельствуют о том, что по химическому составу *A. pectinata* наиболее близка к видам подрода *Artemisia*, относящимся к секции *Abrotanum*. Хроматографический анализ выявил у *A. pectinata* скополетин (Rf=0.76), присутствие которого является характерным признаком всего рода в целом. Кроме того, обнаружены вещества с одинаковым Rf, которые пока не идентифицированы.

Число хромосом у полыни гребенчатой

Насколько позволяют судить литературные данные, число хромосом для этого вида полыни до сих пор не было известно. Наши исследования выявили, что соматические клетки в кончиках корешков полыни гребенчатой имеют диплоидный набор 2n=18, т. е. x=9. Исследование морфологических особенностей хромосом не удалось провести из-за их сильной спирализации при применении данной методики. Однако при этой методике работы и одновременной фиксации хромосомы других видов менее сильно спирализовались. Вероятно, этот факт свидетельствует о специфическом строении хромосом полыни гребенчатой. На наш взгляд, исследование морфологии хромосом *A. pectinata* может выявить некоторые особенности их, характеризующие высокую специализацию этого вида.

Таким образом, проведенные нами исследования свидетельствуют о том, что ни анатомо-морфологические, ни биологические особенности, ни химический состав эфирного масла и фенолов не обнаружили тех существенных отличий, которые бы могли быть качественными и выделяли бы этот вид среди прочих представителей рода. Однако было выявлено, что наряду с признаками, общими с другими видами полыней, полынь

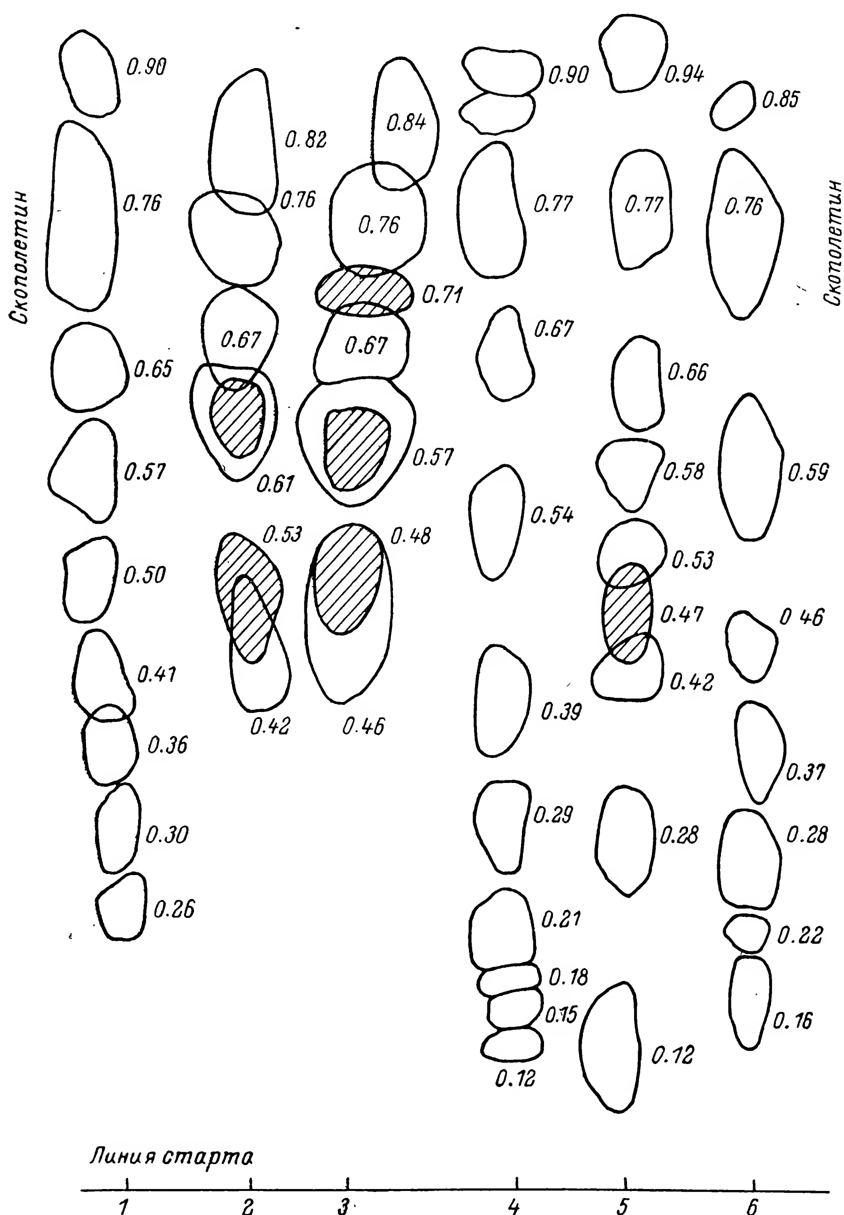


Рис. 5. **Сравнительные хроматограммы метанольных извлечений из сырья различных видов полыней.**

1—4 — виды подрода *Artemisia* (*1* — *A. tilesii* Ledeb., *2* — *A. laciniata* Willd., *3* — *A. pectinata* Pall., *4* — *A. sieversiana* Willd.); *5* — подрода *Dracunculus* (Bess.) Peterm. — *A. commutata* Bess., *6* — подрода *Seriphidium* (Bess.) Peterm.

Пятна с Rf=0.76—0.77 соответствуют скополетину.

гребенчатая обладает такими особенностями, которые еще ранее дали основание И. М. Крашенинникову (1958) отнести этот вид в особый ряд *Elegantissimae* Krasch., выделенный им в секции *Abrotanum* подрода *Artemisia*. Мы также придерживаемся мнения И. М. Крашенинникова и считаем необходимым рассматривать этот вид в составе рода *Artemisia*.

ЛИТЕРАТУРА

Алимова Е. К. (1960). К вопросу о хроматографии (бумажной) жирных кислот. Биохимия, 25, 5. — Бандюкова В. А. (1965). Применение цветных реакций для обнаружения флавоноидов путем хроматографии на бумаге. Растит. рес., 1, 4. — Березовская Т. П., В. А. Гачик. (1973). Микроскопические особенности сибирских видов полыни подрода *Dracunculus* (Bess.) Rydb. Изв. Томск. отдел. ВБО, 6. — Березовская Т. П., В. В. Дудко, Е. А. Серых, Р. В. Усынина. (1976). Полынь крупноголовчатая — перспективный источник азуленов среди растений сибирской флоры. Растит. рес., 12, 4. — Беспалова З. Г. (1964). Цветение и плодоношение некоторых полыней Центрального Казахстана. Бот. ж., 49, 11. — Горяев М. И., Базалицкая В. С., П. П. Поляков. (1962). Химический состав полыней. Алма-Ата. — Джапаридзе Л. И. (1953). Практикум по микроскопической химии растений. М. — Джапаридзе Л. И. (1965). Пол у растений, ч. 2. М. — Коробков А. А. (1973). Морфолого-анатомические особенности семянок полыней (*Artemisia* ssp.) Северо-Востока СССР. Бот. ж., 58, 9. — Крашенинников И. М. (1958). Роль и значение ангарского флористического центра в филогенетическом развитии основных евразиатских полыней подрода *Euartemisia*. Мат. по истории флоры и растительности СССР, 3. — Лавренко Е. М., И. Ю. Сумерина. (1974). Материалы по изучению географии и фитоценологии растений Центральной Азии. 2. Степной малолетник северной части Центральной Азии. Бот. ж., 59, 12. — Львова И. Н. (1975). Проблема пола и органогенез растений. М. — Минина Е. П. (1938). О фенотипических изменениях признаков пола у высших растений под влиянием изменения условий питания и других внешних воздействий. ДАН СССР, 21, 6. — Минина Е. П., П. П. Мацкевич. (1944). Изменение сексуальности высших растений в различных условиях влажности среды. ДАН СССР, 42, 7. — Пешкова Г. А. (1972). Степная флора Байкальской Сибири. М. — Поляков П. П. (1955). Два новых рода семейства сложноцветных. Бот. мат. Гербария БИН АН СССР, 17. — Поляков П. П. (1961). Материалы к систематике рода полынь — *Artemisia* L. Тр. Инст. бот. АН КазССР, 17. Алма-Ата. — Поляков П. П. (1967). Систематика и происхождение сложноцветных. Алма-Ата. — Прозина М. Н. (1960). Ботаническая микротехника. М. — Смирнов Ю. А. (1968). Ускоренный метод исследования хромосом у плодовых. Цитология, 12. — Филатова Н. С. (1964). Систематические заметки о полынях Казахстана. Бот. мат. Гербария Инст. бот. АН КазССР, 2.

Томский медицинский институт,
Томский государственный университет.

Получено 22 III 1978.

УДК 582.29 (571.651)

М. П. Андреев

ЛИШАЙНИКИ В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ ГОРЫ ЭЛОМБАЛ, ЧУКОТСКИЙ АВТОНОМНЫЙ ОКРУГ

M. P. ANDREEV. LICHENS IN THE VEGETATIVE COVER OF THE MOUNTAIN ELOMBAL, CHUKOTKA AUTONOMOUS DISTRICT

В результате исследования конкретной флоры лишайников составлен список, насчитывающий 131 вид. Для каждого вида указан субстрат, на котором он был встречен. Даны краткие описания лишайникового покрова 12 изученных участков леса, зарослей кедрового стланика, горных тундр и болот. Ординация участков показала две главные линии варьирования видового состава лишайников в пределах данной территории.

На Северо-Востоке СССР обширные территории занимают лиственничные леса и горные тундры. И в тех и в других существенную роль играют лишайники. Тем не менее в лихенологическом плане эти районы изучены крайне слабо, причем ранее исследовались в основном тундровые, преимущественно приморские территории.

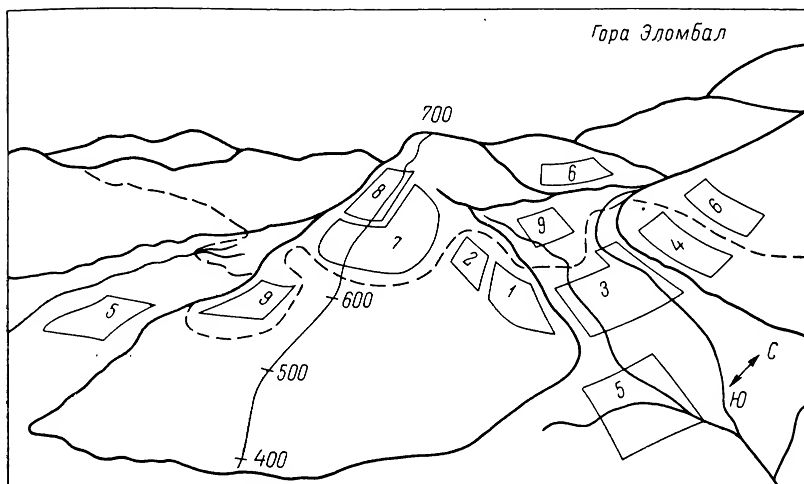


Рис. 1. Обследованные участки на горе Эломбал.

Пунктиром показана верхняя граница леса. *На шкале* дана высота над уровнем моря в метрах. *Цифры* — номера участков, приведенных в тексте.

Летом 1977 г., участвуя в работе Полярной экспедиции Ботанического института АН СССР им. В. Л. Комарова, мы исследовали небольшой район на южном макросклоне горы Эломбал (1056 м над ур. м.) в центральной части Анюйского нагорья.

Нами были изучены лишайники в растительных сообществах вблизи верхней границы леса, начиная от расположенных в верховьях речных долин верхних вариантов равнинных лиственничников, кончая участками высокогорных эпилитнолишайниковых тундр, находящихся на развалах гранитных глыб вблизи вершины.

Подробная физико-географическая характеристика района дана в работе автора (М. П. Андреев, 1979). Следует только отметить, что климат района резко континентальный с очень морозной малоснежной зимой (с безлесных вершин снег сдувается), годовое количество осадков около 250 мм, средние температуры июля и января соответственно 12 и —36° С. Вегетационный период длится с начала июня по конец августа (Клюкин, 1970).

Для изучения были выбраны 12 участков леса, зарослей кедрового стланика, горных тундр и болот (рис. 1), на территории которых были сделаны 45 описаний лишайниковых синузий. Были также составлены списки видового состава лишайников для каждого участка. Размеры участков достигали 500—1500 м по диагонали и выбирались с тем расчетом, чтобы соблюсти однородность сочетаний фитоценозов на них. Объектом изучения, таким образом, стали лишайники в пределах ландшафтных единиц в ранге фаций (Солнцев, 1949). Общая площадь обследованной территории равнялась примерно 30 км^2.

В ходе обработки материала все участки были разделены на 9 типов, достаточно хорошо различимых по их участию в ландшафте, общему облику растительности и набору лишайников. Номера участков, описываемых ниже, соответствуют номерам на рис. 1.

1. Лишайниковый лиственничник в средней части склона северной экспозиции. Занимает наиболее крутые участки склона. Сомкнутость древостоя — 0.3—0.4. Подлеска нет. Травяно-кустарничковый ярус с общим покрытием около 10% сложен видами *Ledum decumbens*, *Cassiope tetragona*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Ramischia obtusata*. Мохово-лишайниковый покров сплошной, причем мхи встречаются рассеянно, главным образом в понижениях. Основными доминантами напочвенного яруса являются три вида рода *Cladina*: *C. arbuscula*, *C. rangiferina* и *C. stellaris*. Вместе они дают около 80% покрытия. Кроме

них, довольно много *Cladonia pyxidata*, *C. chlorophaea*, *C. uncialis*, *C. amaurocraea*, *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *Dactylina arctica*, *Asahinea chrysantha*. Изредка встречаются *Cladina mitis*, *Cladonia macroceras*, *Alectoria ochroleuca*, *Bryoria nitidula*, *Cetraria laevigata*. Среди мхов кое-где растут *Cladonia amaurocraea*, *C. chlorophaea*, *Peltigera scabrosa*, *Icmadophila ericetorum*, *Pertusaria dactylina*, *P. panyrga*, а в местах выхода щебня и на камнях — *Stereocaulon glareosum*, *S. wrightii*, *Asahinea chrysantha*, *A. scholanderi*, *Parmelia omphalodes*, *P. centrifuga*, *Cetraria hepatizon*, *Umbilicaria proboscidea*.

2. Лишайниковый лиственничник в верхней части склона. Здесь, непосредственно на границе с тундрой происходит некоторое изменение видового состава лишайниковых группировок. Прежде всего исчезает большая часть видов *Cladonia* при доминировании *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina* и *C. stellaris*. В то же время появляется ряд тундровых видов — *Cornicularia divergens*, *Thamnolia vermicularis*, *Masonhalea richardsonii*. Кладиновый покров чаще прерывается щебнистыми осыпями с характерным набором видов.

3. Березково-голубично-лишайниковый лиственничник в средней части днища долины ручья. Ручей здесь течет несколькими руслами, а после дождей разливается, заливая понижения между бугорками и кочками. В таких условиях под ярусом из *Betula exilis*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Ledum decumbens*, *Empetrum nigrum* развивается напочвенный мохово-лишайниковый ярус с покрытием около 80%. Здесь значительно больше мхов (20%), чем в лиственничнике на склоне северной экспозиции. Доминируют лишайники *Cladina rangiferina*, *Cetraria laevigata*. Много *Peltigera aphthosa*, *P. scabrosa*, *P. malacea*, *Cladonia amaurocraea*, *C. cornuta*, *C. macroceras*, *C. ecmocyna*, *C. macrophylla*, *C. chlorophaea*, *C. phyllophora*. На мхах встречаются *Icmadophila ericetorum*, *Micarea melaena*, *Lecanora castanea*, *Biatora uliginosa*. На прогалинах и открытых местах по берегу ручья заметно увеличивается участие таких лишайников, как *Cladonia alaskana*, *C. cenotea*, *C. pleurota*, *C. deformis*, *C. subulata*, *Stereocaulon alpinum*. На валежнике и покрытых растительными остатками валунах растут *Cladonia pyxidata*, *C. bacillaris*, *C. cyanipes*, *C. botrytes*, *Cetraria cucullata*, *C. pinastri*.

4. Кустарничково-мохово-лишайниковый лиственничник на пологом склоне южной и юго-западной экспозиции. Лишайниковый покров здесь такой же плотный, как и в лишайниковом лиственничнике на северном склоне, но видовой состав беднее и несколько изменен набор доминантов. Наибольшее покрытие образуют *Cladina rangiferina*, *C. stellaris*, *Cetraria cucullata* и *C. nivalis*. Подробные описания лишайниковых синузий на участках 1 и 4 приводятся в работе автора (Андреев, 1979).

5. Кустарничково-моховые лиственничники. Занимают обширные площади ниже по течению ручья. Состав лишайников существенно обеднен. В лишайниково-моховом напочвенном ярусе доминируют мхи, изредка встречаются лишайники *Peltigera aphthosa*, *P. polydactyla*, *P. scabrosa*, *Cetraria laevigata*, *Cladina rangiferina*. Выпадает большая часть видов, встречавшихся выше по долине.

6. Заросли кедрового стланика на склоне горы. В самих зарослях много брусники, опавшей хвои, около 10% площади занимают лишайники. Больше всего *Cladonia coccifera*, *C. macrophylla*, меньше — *C. ecmocyna*, кроме того, встречаются *Cladina rangiferina*, *Cladonia pleurota*, *C. pyxidata*, *Cetraria cucullata*. На полуразложившейся хвое и гнилой древесине рассеянно растут *Cladonia bacillaris* и *C. botrytes*. Ровные мелкощебнистые участки между зарослями заняты сплошным покровом *Stereocaulon paschale* и *Cladina arbuscula* с примесью *Thamnolia vermicularis*, *Cetraria nivalis* и *Alectoria ochroleuca*. На более крупном щебне доминируют такие виды, как *Asahinea scholanderi*, *Cladonia alaskana*, *Stereocaulon wrightii*, *Cetraria hepatizon*, *Parmelia omphalodes*. Набор ли-

шайников на этих участках такой же, как в тундрах. Среди мхов большое количество лишайников — *Peltigera malacea*, *P. polydactyla*, *Cetraria laevigata*. Повсеместно встречаются *Cetraria cucullata*, *Masonhalea richardsonii*, *Cladonia amaurocraea*, *C. cenotea*, *C. macroceras*, *C. pyxidata*, *C. squamosa*, *C. deformis*, *Cladina stellaris*.

7. Мохово-лишайниково-кустарничковые и кустарничково-лишайниковые горные тундры на щебнистых горных склонах и плоских вершинах. Встречаются на высотах 600—700 м над ур. м. Видовой состав лишайников здесь существенно отличается от набора видов на лесных участках. Исчезают многие виды кладоний, кроме таких, как *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cladonia amaurocraea*, *C. uncialis*. Доминирующее положение занимают тундровые виды *Alectoria ochroleuca*, *Bryoria nitidula*, *Cornicularia divergens*, *Sphaerophorus globosus*, *Cetraria nigricans*, *C. delisei*, *C. hepatizon*. Много других цетрарий и пармелий. В понижениях среди мхов и на участках мелкозема встречаются *Hypogymnia subobscura*, *Nephroma expallidum*, *Peltigera* sp. sp., а на повышениях виды родов *Ochrolechia*, *Pertusaria*, *Psoroma*, *Pannaria*, *Mycoblastus*. В связи с наличием большого количества щебня и камней значительную роль играют эпилитные лишайники, как накипные, так и листоватые. Доминируют *Parmelia stygia*, *P. omphalodes*, *P. separata*, *Asahinea scholanderi*, *Umbilicaria proboscidea*, *Sporastatia testudinea*, *Haematomma lopponicum*, *Lecanora nephaea*, *Lecidea lapicida*, *L. secernens*. Довольно многочисленны также виды родов *Aspicilia*, *Huilia*, *Lecidea* и *Rhizocarpon*.

8. Эпилитнолишайниковая тундра на крупноглыбистых гранитных развалах близ вершины. Кустистые лишайники сохраняются только в расщелинах между камней в виде небольших подушек, состоящих из лишайников одного вида. Поверхность же камней густо зарастает эпилитными лишайниками. Над накипными, из которых доминируют виды *Rhizocarpon* и *Lecidea*, приподнимаются *Parmelia stygia*, *P. centrifuga*, *Pseudoephebe minuscula*, *Cetraria hepatizon*, *Umbilicaria proboscidea*, *U. torrefacta*, *Asahinea scholanderi*. На небольших участках мелкозема растут накипные напочвенные лишайники.

9. Мохово-лишайниково-пушицево-осоковое и мохово-осоково-пушицевое болота. Расположены в верхней части долины ручья в его истоках и на плоском понижении на склоне горы. Видовой состав лишайников в них одинаково беден. Доминируют зеленые и сфагновые мхи, лишайники же встречаются в основном на кочках и торфяных буграх. Преимущественно это *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cladonia amaurocraea*, *Cetraria laevigata*, *C. cucullata*, *C. delisei*. Изредка встречаются *Cladonia lepidota*, *C. squamosa*, *C. cenotea*, *C. cornuta*, *C. macroceras*, *C. gracilis*, *C. cyanipes*, *C. grayi*, *Thamnolia vermicularis*.

Эпифитные лишайники в горных условиях встречаются на лиственнице, кедровом стланике и ольховнике. На коре живой лиственницы обычно растут только *Hypogymnia bitteri* и *Parmelia septentrionalis*, а на ветвях — *Bryoria simplicior*. На сухом дереве поселяются и другие лишайники, например виды рода *Parmeliopsis*, *Cetraria pinastri*, *C. juniperina*, накипные — *Biatora symmicta*, *Lecanora coilocarpa*, *L. fuscescens*, *Mycoblastus sanguinarius*, *Pertusaria multipuncta*. В основании ствола часто растут *Cladonia bacillaris*, *C. bacilliformis*, *C. botrytes*, *C. cyanipes*, *Cetraria cucullata*. Набор эпифитов на кедровом стланике и ольховнике примерно одинаков. Здесь доминируют виды *Parmeliopsis*, *Cetraria pinastri*, *Biatora symmicta*, *Lecanora coilocarpa*, *L. fuscescens*, *Lecidea elaeochroma*. Реже встречаются *Mycoblastus sanguinarius*, *Varicellaria rhodocarpa* и *Hypogymnia physodes*.

Степень сходства видового состава лишайников исследованных участков можно продемонстрировать, пользуясь техникой висконсинской полярной ординации (Cottam et al., 1973). Определив коэффициенты сходства

Вид	На камнях и щебне	На голом грунте и мелкоземе	На почве, в составе подушки из мхов и лишайников	На торфе, растительных остатках и мхах	На коре и древесине деревьев и кустарников
Alectoria ochroleuca (Hoffm.) Massal.			+		
Asahinea chrysantha (Tuck.) W. Culb. et C. Culb.		+	+		
A. scholanderi (Llano) C. Culb. et W. Culb.	+	+			
Aspicilia cinerea (L.) Koerb.	+				
A. morioides Blomb. in Arnold	+				
Biatora symmicta (Ach.) Fr.					+
B. uliginosa (Schrad.) Fr.		+		+	
Bryoria nitidula (Th. Fr.) Brodo et D. Hawksw.		+	+	+	
B. simplicior (Vain.) Brodo et D. Hawksw.					+
Buellia atrata (Sm.) Anzi	+				
B. punctata (Hoffm.) Massal.					+
Cladina arbuscula (Wallr.) Hale et W. Culb.			+	+	
C. mitis (Sandst.) Hale et W. Culb.			+	+	
C. rangiferina (L.) Harm.			+	+	
C. stellaris (Opiz) Brodo		+	+		
Cladonia alaskana Evans			+		
Cladonia alinii Trass				+	
C. amaurocraea (Flk.) Schaer.		+	+	+	
C. bacillaris (Ach.) Nyl.				+	+
C. bacilliformis (Nyl.) Vain.				+	+
C. botrytes (Hagen) Willd.				+	
C. cenotea (Ach.) Schaer.			+	+	
C. chlorophaea (Flk.) Spreng.		+		+	
C. coccifera (L.) Willd.		+		+	
C. cornuta (L.) Hoffm.			+	+	
C. cyanipes (Sommerf.) Nyl.				+	
C. deformis (L.) Hoffm.		+		+	
C. ecmocyna (Ach.) Nyl.			+	+	
C. fimbriata (L.) Fr.				+	
C. furcata (Huds.) Schrad.		+	+		
C. gracilis (L.) Willd.		+	+		
C. grayi Merr.				+	
C. lepidota Nyl.		+	+		
C. macroceras (Flk.) Ahti		+	+	+	
C. macrophylla (Schaer.) Stenh.		+			
C. maxima (Asah.) Ahti				+	
C. phyllophora Hoffm.		+	+		
C. pleurota (Flk.) Schaer.		+		+	
C. pyxidata (L.) Hoffm.		+		+	
C. squamosa (Scop.) Hoffm.		+	+	+	
C. subulata (L.) Wigg.			+	+	
C. uncialis (L.) Wigg.		+	+		
C. verticillata (Hoffm.) Schaer.		+			
Cetraria cucullata (Bellardi) Ach.		+	+	+	+
C. delisei (Bory) Th. Fr.		+	+		
C. hepatizon (Ach.) Vain.	+				
Cetraria islandica (L.) Ach.		+	+	+	
C. juniperina (L.) Ach.					+
C. laevigata Rassad.		+	+	+	
C. nigricans (Retz.) Nyl.		+	+		
C. nivalis (L.) Ach.		+	+		
C. pinastri (Scop.) S. Gray				+	+
Cornicularia divergens Ach.		+	+	+	
Dactylina arctica (Hook.) Nyl.		+	+		
Haematomma lapponicum Räs.	+				
Huilia flavocaerulescens (Hornem.) Hertel	+				
H. melinodes (Koerb.) Hertel	+				
H. panaeola (Ach.) Hertel	+				
Hypogymnia bitteri (Lynge) Ahti				+	+
H. physodes (L.) Nyl.				+	+

Вид	На камнях и щебне	На голом грунте и мелкоземе	На почве, в составе подушки из мхов и лишайников	На торфе, растительных остатках и мхах	На коре и древесине деревьев и кустарников
H. subobscura (Vain.) Poelt		+		+	
Icmadophila ericetorum (L.) Zahlbr.				+	
Lecanora castanea (Hepp) Th. Fr.	+	+		+	
L. coilocarpa (Ach.) Nyl.					+
L. fuscescens (Sommerf.) Nyl.					+
L. nephaea Sommerf.	+				
L. polytropa (Ehrh.) Rabenh.	+				
Lecidea armeniaca (DC. in Lam. et DC.) Fr.	+				
L. confluens (Web.) Ach.	+				
L. elaeochroma (Ach.) Ach.					+
L. lactea Flk. ex Schaer.	+				
L. lapicida (Ach.) Ach.	+				
L. pilati (Hepp) Koerb.	+				
L. promiscens Nyl.	+				
L. secernens H. Magn.	+				
L. silacea (Ach.) Ach.	+				
L. tessellata Flk.	+				
Masonhalea richardsonii (Hook. in Richardson) Kärnef.		+	+		
Micarea melaena Hedl.				+	+
Mycoblastus alpinus (Fr.) Kernst.				+	+
M. sanguinarius (L.) Norm.				+	+
Nephroma expallidum (Nyl.) Nyl.			+	+	
Ochrolechia gonatodes (Ach.) Räs.				+	
Pannaria pezizoides (Web.) Trevis.		+		+	
Parmelia almquistii Vain.	+				
P. centrifuga (L.) Ach.	+				
P. elegantula (Zahlbr.) Szat.	+				
P. exasperatula Nyl.	+				
P. fraudans Nyl.	+				
P. infumata Nyl.	+				
P. omphalodes (L.) Ach.	+	+		+	
P. panniformis (Nyl.) Vain.	+				
P. separata Th. Fr.	+	+		+	
P. septentrionalis (Lynge) Ahti					+
P. sorediosa Almb.	+				
P. stygia (L.) Ach.	+	+			
Parmeliopsis ambigua (Wulf.) Nyl.				+	+
P. hyperopta (Ach.) Arnold					+
P. pallescens (Hoffm.) Hillm.					+
Peltigera aphthosa (L.) Willd.			+	+	
P. malacea (Ach.) Funck.		+		+	
P. polydactyla (Neck.) Hoffm.			+	+	
P. scabrosa Th. Fr.			+	+	
Pertusaria dactylina (Ach.) Nyl.				+	
P. glomerata (Ach.) Schaer.				+	
P. lactea (L.) Arnold	+				
P. multipuncta (Turn.) Nyl.					+
P. panyrga (Ach.) Massal.				+	
Pseudoephebe minuscula (Nyl. ex Arnold) Brodo et D. Hawksw.	+	+			
Psoroma hypnorum (Vahl) S. Grey.				+	
Rinodina sophodes (Ach.) Nyl.					+
Rhizocarpon dispersum Run.	+				
R. eupetraeoides (Nyl.) Blomb. et Torss.	+				
R. geographicum (L.) DC.	+				
R. inarense (Vain.) Vain.	+				
R. norvegicum Räs.	+				
R. superficiale (Schaer.) Vain.	+				
Sphaerophorus globosus (Huds.) Vain.		+	+		
Sporastatia testudinea (Ach.) Massal.	+				
Stereocaulon alpinum Laur.		+	+		

Продолжение

Вид	На камнях и щебне	На голом грунте и мелкоземе	На почве, в составе подушки из мхов и лишайников	На торфе, растительных остатках и мхах	На коре и древесине деревьев и кустарников
S. botryosum Ach. em Frey	+	+			
S. glareosum (Savicz) H. Magn.	+	+			
S. paschale (L.) Hoffm.		+	+		
S. wrightii Tuck.	+	+			
Thamnolia vermicularis (Sw.) Ach. ex Schaer.		+	+	+	
Tremolecia atrata (Ach.) Hertel	+				
Umbilicaria arctica (Ach.) Nyl.	+				
U. hyperborea (Ach.) Hoffm.	+				
U. proboscidea (L.) Schrad.	+				
U. torrefacta (Lightf.) Schrad.	+				
Varicellaria rhodocarpa (Koerb.) Th. Fr.					+

Съеренсена между всеми возможными парами участков (см. таблицу) по формуле

$$K = \frac{2C}{A + B} \cdot 100\%,$$

где A — число видов на первом участке, B — на втором участке, C — число общих видов, мы разнесли точки относительно друг друга на расстояния, полученные вычитанием коэффициентов сходства из максимального сходства 100%. Полученная комбинация точек (рис. 2) является проекцией на плоскость истинного их расположения в трехмерном пространстве.

Значения коэффициентов сходства видового состава лишайников исследованных участков, в %

Номера участков	Номера участков: 2	3	4	5	6	7	8	9
1	56	48	45	29	48	37	11	37
2		39	71	31	47	31	4	42
3			44	28	62	19	3	51
4				30	44	21	4	56
5					23	10	4	33
6						28	8	55
7							70	21
8								3

Несмотря на некоторое искажение, ординация позволяет нам проследить общие закономерности соотношения видового состава лишайников (без учета эпифитных видов) исследованных участков.

1. Довольно четко прослеживаются две основные линии изменения видового состава лишайников: от лишайникового лиственничника к осоково-пушицевому болоту и от зарослей кедрового стланика к горным тундрам на гранитных развалах (рис. 2).

2. Выявляется некоторое сходство видового состава лишайников в зарослях кедрового стланика с набором видов на болотных участках и участках лиственничного леса, расположенных ниже кедровников по склону.

3. Видовой состав всех лесных участков довольно сходный, за исключением участка 5, где, как было сказано ранее, он существенно обеднен (рис. 2).

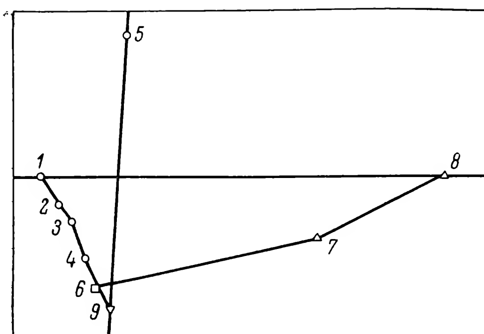


Рис. 2. Ординация обследованных участков на горе Эломбал.

Кружками показаны лесные участки, *треугольниками* — тундровые, *квадрат* — заросли кедрового стланика, *перевернутый треугольник* — болото.

4. Набор лишайников горно-тундровых участков резко отличается от всех прочих, в основном за счет выпадения большинства видов *Cladonia* и появления большого числа эпилитных видов.

Список лишайников конкретной флоры горы Эломбал насчитывает 131 вид. Для каждого вида мы указываем субстрат, на котором он был встречен в данной флоре.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев М. П. (1979). Лишайниковые синузии у верхней границы леса в Анюйском нагорье. Бот. ж., 64, 5. — Клюкин Н. К. (1970). Климат. В кн.: Север Дальнего Востока. М. — Солнцев Н. А. (1949). О морфологии природного географического ландшафта. В кн.: Вопросы географии, 16. М. — Cottam G., F. G. Goff, R. H. Whittaker. (1973). Wisconsin comparative ordination. In: Handbook of vegetation sciense, 5. Hague.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 IV 1979.

УДК 581.43 : 582.475.2 (571.511)

В. А. Демьянов

О КОРНЕВОЙ СИСТЕМЕ ЛИСТВЕННИЦЫ ГМЕЛИНА НА КРАЙНЕМ СЕВЕРНОМ ПРЕДЕЛЕ ЕЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ (ТАЙМЫР)

V. A. DEMIANOV. ON THE ROOT SYSTEM OF *LARIX GMELINII* IN THE EXTREME NORTHERN LIMIT OF ITS DISTRIBUTION (TAIMYR)

В самом северном в мире лесном массиве Ары-Мас на Таймыре изучалось строение корневых систем лиственницы Гмелина. Корневая система этой древесной породы носит ярко выраженный поверхностный характер. Основная масса корней сосредоточена на глубине 5—15 (20) см. Располагаясь в несколько ярусов, корни лиственницы распространяются на расстояние до 3—5 (6) м от стволов, охватывая тем самым почти всю толщу корнеобитаемого слоя почвы.

Изучение корневых систем растений представляет значительный интерес, так как позволяет глубже понять межвидовые отношения, складывающиеся в подземной сфере, и, следовательно, помогают выяснить их структуру.

Если надземная часть древостоев лиственницы Гмелина (даурской лиственницы) весьма подробно и разносторонне охарактеризована во всех частях ее ареала, то корневые системы изучены совершенно недостаточно. Корневые системы этой древесной породы в пределах бассейна Лены изучали В. Н. Сукачев (1912), Р. И. Аболин (1929), А. И. Коровин и В. И. Дохунаев (1954), А. И. Уткин (1958). Кроме этого, сведения об особенностях строения корневой системы лиственницы Гмелина имеются в ряде лесоводственных и геоботанических работ, относящихся к Якутии.



Рис. 1. Поверхностная корневая система лиственницы Гмелина.

Изучая влияние лиственницы на строение растительного покрова редколесий и редин самого северного в мире лесного массива Ары-Мас на Таймыре, мы произвели раскопки корневых систем этой древесной породы.

Лесной массив урочища Ары-Мас («Лесной остров») на р. Новой, притоке р. Хатанги, — один из самых северных участков леса на нашей планете (Толмачев, 1931; Тюлина, 1937; Норин, 1978); он отделен от прихатангских редколесий полосой тундр шириной 30—40 км. В урочище представлены все типы растительного покрова, характерные для более широкого Прихатангского района южного Таймыра (Норин, 1978): лиственничные редколесья и редины, нанополигональные морозно-трещинноватые пятнистые кустарничковые, осоковые и ерниковые тундры, валиково-полигональные болота. Распространены также комплексы лиственничных редин и пятнистых трещинноватых тундр.

Простирание корней лиственницы прослеживалось путем снятия вручную всей толщи мохового покрова и его остатков вместе с подземными частями других растений, залегающих над корнями лиственницы. Раскопка начиналась от ствола, где моховой покров всегда несколько мощнее по сравнению с окружающими участками. Раскопка корневых систем сопровождалась зарисовкой их горизонтального распределения.

Раскопки показали, что корневая система лиственницы Гмелина носит ярко выраженный поверхностный характер. Основная масса корней сосредоточена на глубине 5—15 (20) см. От корневой шейки почти под прямым углом к стволу расходятся лучами толстые (диаметр до 10 см и более) корни, которые, постепенно ветвясь, распространяются на расстояние до 3—5 (6) м от стволов (рис. 1). Толстые корни стелются почти у самой поверхности почвы непосредственно под моховой подстилкой, ветвясь; они располагаются в несколько ярусов, охватывая тем самым почти всю толщу корнеобитаемого слоя почвы. Глубина максимального проникновения корней лиственницы, по-видимому, не превышает 20—30 см, примерно совпадая в редколесьях со средней глубиной сезонного оттаивания почвы.

Часто, особенно в редколесьях, где глубина оттаивания почвы заметно меньше, чем в рединах, можно наблюдать, что корни деревьев располагаются в слое почвы, непосредственно граничащем с холодным экраном многолетней мерзлоты.[1] В связи с этим была отмечена одна интересная

[1] При раскопках было обнаружено большое количество отмерших корней, особенно диаметром до 0.5—1.0 см. Можно предположить, что гибель корней наступает в результате колебания уровня ежегодного оттаивания мерзлоты и часть корней на протяжении нескольких лет находится в неоттаявших горизонтах почвы.

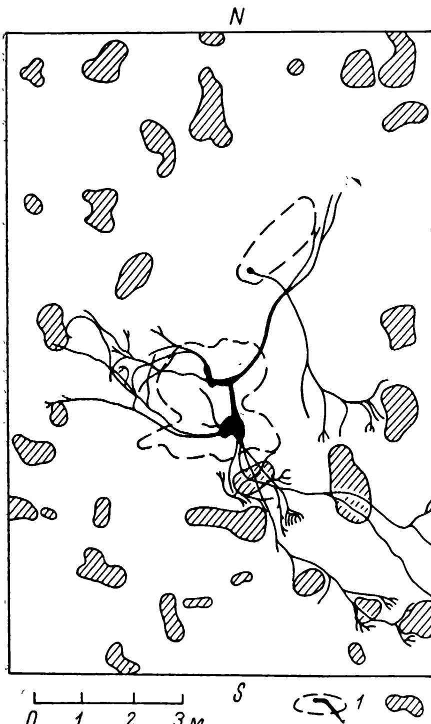


Рис. 2. План корневой системы лиственницы Гмелина в редине.
1 — проекция кроны и корневой системы дерева, 2 — пятна голого грунта.

особенность их строения: корни лиственницы находятся непосредственно под моховой дерниной, растут параллельно поверхности мохового покрова. Если на их пути встретятся кочка или бугорок, то корни не пронизывают их, а растут сначала вверх, а затем вниз. Иногда корни огибают встречающиеся на своем пути повышения нанорельефа, следуя в самой поверхностной части их склонов. На подобное поведение корней растений на холодных почвах впервые обратил внимание А. П. Тыртиков (1951). Такой характер распространения активных органов растений он предложил называть «термотропизмом корней». Суть этого явления заключается в том, что корни, располагаясь в почве в непосредственной близости от уровня залегания вечномерзлых грунтов, растут от менее нагретого слоя почвы к более нагретому. В рединах корни лиственницы почти совершенно избегают незадернованных участков — пятен — и распространяются по бровкам полигонов, не опускаясь глубоко в трещины (рис. 2). Если корни все же и выходят на пятна голого грунта, то идут параллельно поверхности почвы, не проникая в глубь ее, что, вероятно, связано с интенсивным развитием процессов криогенного массообмена (морозобойное растрескивание, морозное кипение и др.), характерных для почв тундры и лесотундры.

Данные о строении корневой системы лиственницы Гмелина, а также наблюдения за корневыми системами других растений показывают, что корнеобитаемый слой почвы в исследуемых растительных сообществах отличается большой насыщенностью корнями. Последние по существу приурочены к одним и тем же незначительным глубинам. Учитывая, что корнеобитаемый слой почвы в лесотундровых сообществах весьма беден питательными веществами, следует признать, что корневая конкуренция здесь должна быть достаточно острой. Вероятно, и значительная насыщенность почвенной толщи корнями взрослых деревьев объясняется именно малым содержанием в корнеобитаемом слое почвы питательных веществ.

ЛИТЕРАТУРА

Аболин Р. И. (1929). Геоботаническое и почвенное описание Лено-Вилюйской равнины. Тр. комис. по изучению ЯАССР, 10. — Коровин А. И., В. Н. Дохунаев. (1954). Некоторые данные о проникновении в почву корневых систем дикой и культурной растительности в районе г. Якутска. Учен. зап. Якутск. пед. и учит. инст., 3. — Норин Б. Н. (1978). Растительный покров урочища Ары-Мас. В кн.: Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л. — Сукачев В. Н. (1912). Растительность верхней части бассейна р. Тунгир Олекминского округа Якутской области (фитосоциологический очерк). Тр. Амурской экспед. ботанич. исследов. 1910 г., 16. — Толмачев А. И. (1931). О распространении древесных пород и о северной границе лесов в области между Енисеем и Хатангой. Тр. Полярн. комис. АН СССР, 5. — Тыртиков А. П. (1951). О термотропизме корней в природе. ДАН СССР, 78, 6. — Тюлина Л. Н. (1937). Лесная растительность Хатангского района у ее северного предела. Тр. Арктич.

инст., 63. — Уткин А. И. (1958). Некоторые особенности распространения корневых систем древесных пород в холодных почвах. Сообщ. Инст. леса АН СССР, 9.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 V 1979.

УДК 581.52 : 582.572.225 (470.68)

П. Л. Львов

НОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ *NECTAROSCORDUM TRIPEDALE (ALLIACEAE)* В ДАГЕСТАНЕ

P. L. LVOV. THE NEW LOCALITY OF *NECTAROSCORDUM TRIPEDALE* (*ALLIACEAE*) IN DAGHESTAN

Приводятся сведения о новом местонахождении в Дагестане редкого вида для Кавказа — *Nectaroscordum tripedale*, о величине и форме его луковиц, соцветии, длине цветоножек и о фитонцидной активности луковиц, стебля и молодых коробочек.

Флора Дагестана издавна привлекает к себе внимание. Здесь побывали многие путешественники, географы и ботаники. На сравнительно небольшой территории (50.3 тыс. км^2) выявлено более 3000 видов. Однако и до сих пор флора этого горного края изучена неполно, о чем свидетельствуют описания новых видов (Черепанов, 1967) и нахождение видов, не указанных для Дагестана во «Флоре СССР» (Львов, 1959, 1961, 1971, 1974, 1975, 1979; Соловьева, 1968).

Исследование флоры Дагестана позволило выявить немало дагестанских эндемиков и других редких видов растений: *Pterocarya pterocarpa* (Michx.) Kunth, *Corylus colurna* L., *Philadelphus caucasicus* Koehne, *Coluteocarpus vesicaria* (L.) Holmboe, *Listera cordata* (L.) Br., *Trapa hyrcana* Woronow, *Vallisneria spiralis* L. Дальнейшее изучение видового состава будет содействовать составлению регионального списка редких и исчезающих видов растений Дагестана с указанием их естественных местообитаний и желательных мер охраны.

Ниже остановимся на новом местонахождении в Дагестане *Nectaroscordum tripedale* (Trautv.) Grossh. (*Allium tripedale* Trautv.) из сем. *Alliaceae* и его некоторых морфо-биологических особенностях. *N. tripedale* является редким лесным эндемичным видом Кавказа. Это высокодекоративное, перспективное как источник растительного сырья растение вошло в «Красные книги» (1975, 1978). Классическим местонахождением его является р. Истису в Даралагёзе Нахичеванской АССР (Вознесенский, 1935, с. 279; Гроссгейм, 1940, с. 110; 1949, с. 611). В указанном районе этот вид произрастает в расщелинах скал среднегорного пояса.

В Дагестане *N. tripedale* был впервые и неожиданно обнаружен нами в 1955 г. в низовьях р. Самур в грабовом лесу, расположенном в 1 км к юго-западу от приморского пос. Ворошилово Магарамкентского р-на Дагестанской АССР и в 1.5—2 км от берега Каспийского моря. Растет он на лесной коричневой почве под пологом древесно-кустарникового яруса, сложенного *Carpinus caucasica* Grossh., *Fraxinus excelsior* L., *Acer campestre* L., *Alnus glutinosa* ssp. *barbata* (C. A. Mey.) Yaltirik.

В подлеске отмечены *Corylus avellana* L., *Prunus divaricata* Ledeb., *Svida australis* (C. A. Mey.) Pojark., *Crataegus kyrtostyla* Fingerh., *Mespelus germanica* L., *Euonymus europaeus* L., а из лиан — *Hedera pastuchovii* Woronow и *Vitis sylvestris* C. C. Gmel. В травяном покрове вместе с *Nectaroscordum tripedale* произрастают *Solenanthus biebersteinii* DC., *Euphorbia amygdaloides* L., *Circaea lutetiana* L., *Sambucus ebulus* L., *Alliaria petiolata* (Bieb.) Cavara et Grande, *Geum urbanum* L., *Poa nemoralis* L., *Sanicula europaea* L. Таким образом, в низовьях р. Самур *Nectaroscordum tripedale* растет в иных экологических условиях, чем в среднегорном поясе Даралагёза. Здесь он выявлен на весьма ограниченной территории, равной примерно 1 га,

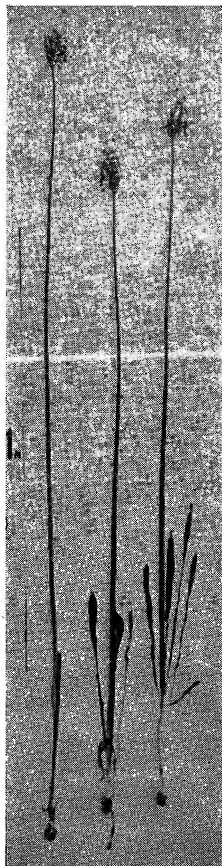


Рис. 1. Общий вид *Nectaroscordum tripedale.*



Рис. 2. Луковица с луковичкой *Nectaroscordum tripedale.*

что вызывает необходимость строго охранять этот редкий вид. В 1978 г. мы вновь посетили в низовьях Самура фитоценоз с нектароскордумом трехфутовым и наблюдали его цветущие экземпляры.

В начале июня 1979 г. в предгорьях, в окрестностях с. Заднан и бывшего с. Кемах Дербентского р-на Дагестанской АССР было обнаружено значительное количество нектароскордума трехфутового. Его местонахождение расположено в 12—15 км к западу от г. Дербента. Этот вид растет здесь в грабовом лесу на высоте около 600 м над ур. м. К лесообразующей породе *Carpinus caucasica* единично присоединяются *Quercus petraea* ssp. *iberica* (Stev.) Krassiln., *Acer campestre*, *Pyrus caucasica* Fed. Сомкнутость крон неравномерная, в среднем 0.5—0.6. В разреженном подлеске отмечены *Crataegus kyrtostyla*, *Mespelus germanica*, *Ligustrum vulgare*, *Prunus divaricata*.

В составе травяного покрова оказались стройные, очень высокие, красивые темно-зеленые стебли *Nectaroscordum tripedale*, *Pachyphragma macrophyllum* (Hoffm.) N. Busch, *Arum albispathum* Stev. ex Ledeb., *Geum urbanum*, *Poa nemoralis*, *Potentilla reptans* L., *Sambucus ebulus*, *Urtica dioica* L.

Таким образом, новое местонахождение *Nectaroscordum tripedale* удалено от низовий Самура более чем на 40 км, а от нахичеванской популяции вида — свыше чем на 300 км.

Экологические условия предгорий Дербентского р-на отличаются от таковых низовий Самура более прохладным климатом (среднегодовая температура 10.5° С), бóльшим количеством осадков (около 500 мм) и иными почвами (бурые горно-лесные). Видимо, более благоприятными условиями жизни объясняется и мощное развитие стеблей нектароскордума трехфуто-

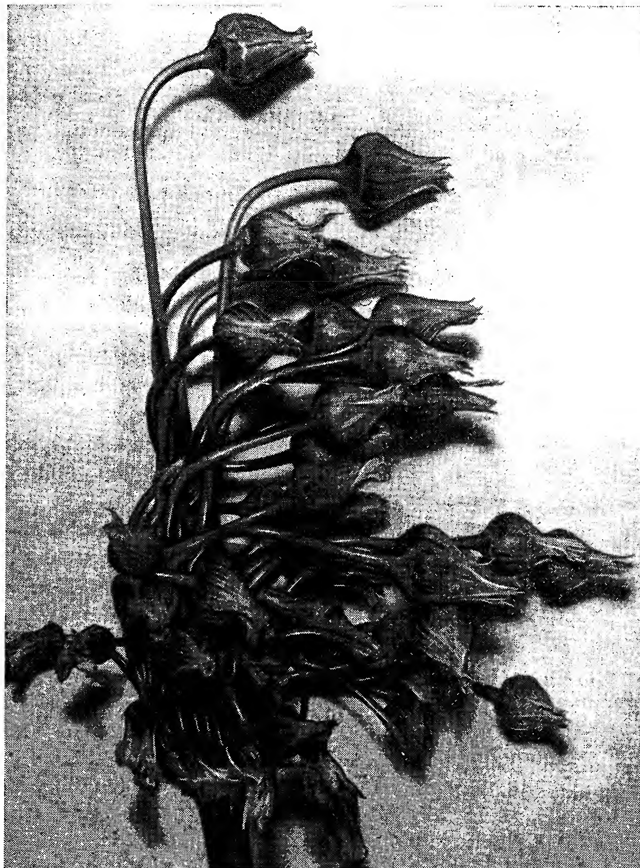


Рис. 3. Изогнутые в одну сторону цветоножки *Nectaroscordum tripedale*.

вого в популяции Дербентского р-на, которые достигают здесь 170 см в высоту (вместо обычных 50—90 см; Вознесенский, 1935 — рис. 1).

А. И. Вознесенский (1935) указывает, что род *Allium* является очень искусственной группой, с весьма искусственным делением на секции. Что это так, мы убедились при определении наших сборов. Так, для секции *Nectaroscordum* наряду с другими признаками будто бы характерна одиночная луковица. Нами же и в популяции низовий р. Самур, и в популяции Дербентского р-на собирались экземпляры *N. tripedale* как с одиночными, так и с одной-двумя боковыми луковичками (рис. 2). Основная луковица слегка продолговатая (а не шаровидная) — до 2.5 см дл. и около 2 см шир. Боковые луковички — явно продолговатые и короче основной. От основания луковицы отходит до 5—6 тонких тесьмовидных листьев до 50 см дл. и до 2 см шир. Зонтик соцветия пучковатый, в нем около 30—40 неравных цветоножек, самая длинная из которых 7—8, самая короткая — 1.5 см. Цветки на длинных цветоножках раскрываются первыми, а на коротких — последними. Цветение происходит с середины мая до первых чисел июня. К концу цветения цветоножки изгибаются в одну сторону (рис. 3).

Все части растения, особенно молодые зеленые коробочки, имеют резкий запах лука, фитонциды действуют так же сильно, как и у лука репчатого.

Была исследована фитонцидная активность луковицы, стебля и молодых коробочек *N. tripedale*. Последовательность опыта следующая.

В чашки Петри на фильтровальную бумагу, увлажненную дистиллированной водой (по 8 мл), клали по 50 семян редиса. Внутри чашек, за исключением контрольных, на часовых стрелках размещали «источники» фитонцидов: измельченные луковицы, стебель и молодые коробочки

N. tripedale (все по 2 г). Затем все чашки накрывали крышками. Повторность вариантов и контроля — трехкратная. Учет проросших семян производили на второй день от начала опыта (процент проросших семян редиса в опыте определяли по отношению к контролю). Унифицированная единица (УЕФ) определялась по формуле

$$\text{УЕФ} = \frac{100}{\text{процент проросших семян редиса к контролю}} - 1.$$

Фитонцидная активность *Nectaroscordum tripedale*

	Проросшие семена редиса (в % по отношению к контролю)	УЕФ
Контроль	100	0
Луковица	98	0.02
Стебель	96	0.04
Молодая коробочка	85.5	0.17

Исследование показало более высокую фитонцидность молодых коробочек. Выкопанные растения высажены 5 VI 1979 в г. Махачкала в целях дальнейших наблюдений за ними. Несколько луковиц высажено в теплице, а также в вазоны, оставленные в лаборатории кафедры ботаники.

Новое местонахождение редкого вида рода *Nectaroscordum* Lindl. в Дагестане имеет важное значение. Все ценные редкие виды растений должны охраняться в лесных массивах, поэтому наряду с созданием заказников и заповедников следует брать под охрану небольшие по размерам лесные участки, находящиеся в ведении лесхозов или колхозов. Необходимо провести дальнейшие поиски *N. tripedale* в Дагестане с целью установления новых районов распространения и более детального изучения его экологии и формового разнообразия, а также с целью введения этого очень декоративного и перспективного вида в культуру. Как справедливо отмечал Н. И. Вавилов (1935), прежде чем приступить к созданию новых форм путем скрещивания, надо хорошо знать существующие в природе формы.

ЛИТЕРАТУРА

Вавилов Н. И. (1935). Ботанико-географические основы селекции. — Вознесенский А. И. (1935). Род лук — *Allium* L. Флора СССР, 4. — Гроссгейм А. А. (1936). Анализ флоры Кавказа. — Гроссгейм А. А. (1940). Флора Кавказа, изд. 2-е, 2. — Гроссгейм А. А. (1949). Определитель растений Кавказа. — Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. (1975). Л. — Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. (1978). М. — Львов П. Л. (1959). *Taxus baccata* (тисс ягодный) в Дагестане. Бот. ж., 44, 6. — Львов П. Л. (1961). К нахождению *Nectaroscordum tripedale* (Trautv.) Grossh. в дельте реки Самур. Бот. ж., 46, 8. — Львов П. Л. (1971). К флоре Дагестана. Нов. сист. высш. раст., 8. — Львов П. Л. (1974). Новые и редкие для Дагестана растения. Нов. сист. высш. раст., 11. — Львов П. Л. (1975). Новые для флоры Дагестана растения. Нов. сист. высш. раст., 12. — Львов П. Л. (1979). О новых флористических находках в Дагестане. Бот. ж., 64, 2. — Соловьева П. П. (1968). О флористических находках в низменном Дагестане. Науч. докл. высш. шк., сер. биол. наук, 7. — Черепанов С. К. (1967). Перечень новых таксонов Советского Союза, действительно обнародованных в 1934—1966 гг. после выхода в свет «Флоры СССР». Нов. сист. высш. раст., 4.

Дагестанский государственный университет,
Махачкала.

Получено 23 VII 1979.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 582.5 (575)

Н. В. Власова

НОВЫЕ ТАКСОНЫ РОДА *ASPARAGUS* (*ASPARAGACEAE*) ИЗ СРЕДНЕЙ АЗИИ

N. V. VLASOVA. NEW TAXA OF THE GENUS *ASPARAGUS* (*ASPARAGACEAE*) FROM THE MIDDLE ASIA

При изучении гербарного материала по роду *Asparagus* L. (sect. *Asparagus*) в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР были выявлены новые таксоны из Средней Азии: два вида и две разновидности. Первый вид был намечен к описанию Н. А. Ивановой. Второй вид назван в честь широко известного исследователя флоры Средней Азии В. П. Бочанцева.

Asparagus pachyrrhizus Ivanova ex Vlassova sp. nov. — *A. trichophyllus* Bunge var. *deserticolus* M. Pop., 1932, фл. Туркм. 1, 2 : 314, p. p., descr. ross. — Planta glaucescens. Rhizoma radicibus funiformibus numerosis crassis (ad 5—6 mm crassis). Caules 2—3, crassi, firmi erecti, 40—60 cm alti, vix angulato-infracti, divaricato-ramosi, leves, inferne lignescentes (basi caulis anni praecedentis plerumque remanente). Rami inferne horizontales, superne reflexi, angulato-incurvati, leves. Cladodia teretia, ad 2 mm crassa, 1—15 (30) mm longa, pauca, 1—2 (3), pro more patentia, glabra. Folia caulina ecalcarata. Redicelli 4—8 mm longi, vix supra medium articulati. Perianthium florum masculorum obscurum. Antherae oblongo-ovales, filamento aequilongae vel eo longiores. Bacca atro-brunnea, subnigra, 5—8 mm in diam., glauco-pruinosa.

Typus: Kopetdag Occidentalis, in vicinitate oppi. Kara-Kala, in argillis albis denudatis ad ripam sinistram fl. Sumbar, 5 km a Kara-Kala, alt. 450 m s. m., 17 VII 1931, № 518, I. A. Linczevski (LE) (рис. 1).

Affinitas. Ab *A. breslerano* Schult. et Schult. f. et *A. angulofracto* Iljin, quibus affinis est, cladodiis crassiusculis apice rotundatis et hic mucronatis succulentis (nec tenuibus subulato-acutatis) differt.

Исследованные образцы: Туркменская ССР, Каракалинский р-н. в 2 км к югу от г. Кара-Кала, глинистые предгорья, 27 VI 1931, № 243, А. Борисова; Копетдаг, в 8 км к югу от Ходжа-Кала, палеогеновые соленосные глины, 1 V 1952, № 1835, Л. Е. Родин, Е. И. Рачковская и др.; Копетдаг, в 20 км к югу от ст. Искандер, на склонах зеленых палеогеновых глин, 16 V 1952, № 3389, они же; Западный Копетдаг, Кюрен-Даг, район Казанджика, 1965, № 189, Е. Леонтьева; Западный Копетдаг, г. Эзет, г. Кизыл-Арват, 1966, № 77, она же.

Asparagus botschantzevii Vlassova sp. nov. — Planta glaucescenti-viridis. Caules erecti, haud volubiles, vix tantum angulato-infracti, 40—60 cm alti. Rami leves vel minute tuberculati, in parte caulis inferiore sub angulo acuto abeuntes, in parte vero superiore diffusi, arcuati. Cladodia 1—6 fasciculata, late diffusa, inaequilonga, 1—4 cm longa, recta vel subincurvata, levia, interdum basi tantum minute tuberculata. Folia caulina calcari brevi 2—3 mm longo praedita. Flores in caule ramisque singuli-bini, pedicellis sub flore articulatis, interdum non articulatis. Perianthium florum masculorum 5—6 longum, obscurum, anguste campanulatum. Antherae cy-

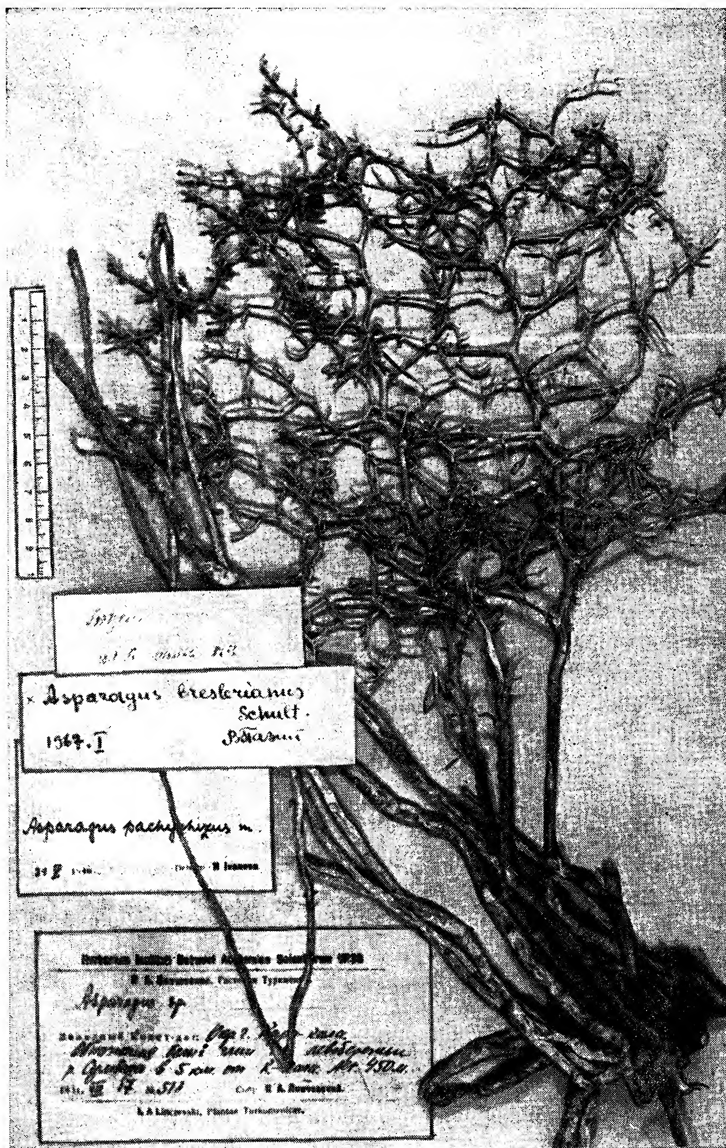


Рис. 1. *Asparagus pachyrrhizus* Ivanova ex Vlassova (изотип).

lindricae, filamento aequilongae vel eo sublongiores. Bacca globosa, 0.8—1 cm in diam., brunnescens, glauco-pruinosa, pedicello 1—1.5 cm longo.

Typus: Uzbekistania Australis, in montibus humilioribus gypsaceis ad meridiem a via Dechkanabad—Derbent, in vicinitate pag. Kurgantasch, abruptum Zindon-saj, 9 VI 1971, № 27, V. Botschantzev (LE) (рис. 2).

Affinitas. Species nostra *A. kasakstanico* Iljin et *A. breslerano* Schult. et Schult. f. affinis est, a quibus pedicellis fructiferis duplo-triplo longioribus et cladodiis levibus longis differt. Ab *A. persico* Baker caule erecto brevi (nec volubili sat longo) distinguitur.

Исследованные образцы: Южный Узбекистан, низкогорья к югу от шоссе Дехканабад—Дербент между кишл. Курганташ и перевалом Таллы в горах Курук-дагана, гипсы, 18 V 1967, № 71, В. Бочанцев; там же, красные песчаники, № 90, В. Бочанцев; Самаркандская обл. и уезд, Кштут, 20 VI 1908, Федотов и Гольбек.

Asparagus neglectus Kar. et Kir. var. dentatus Vlassova var. nov. — Planta vix glauco-pruinosa. Caulis rectus, ramis inferioribus sub angulo

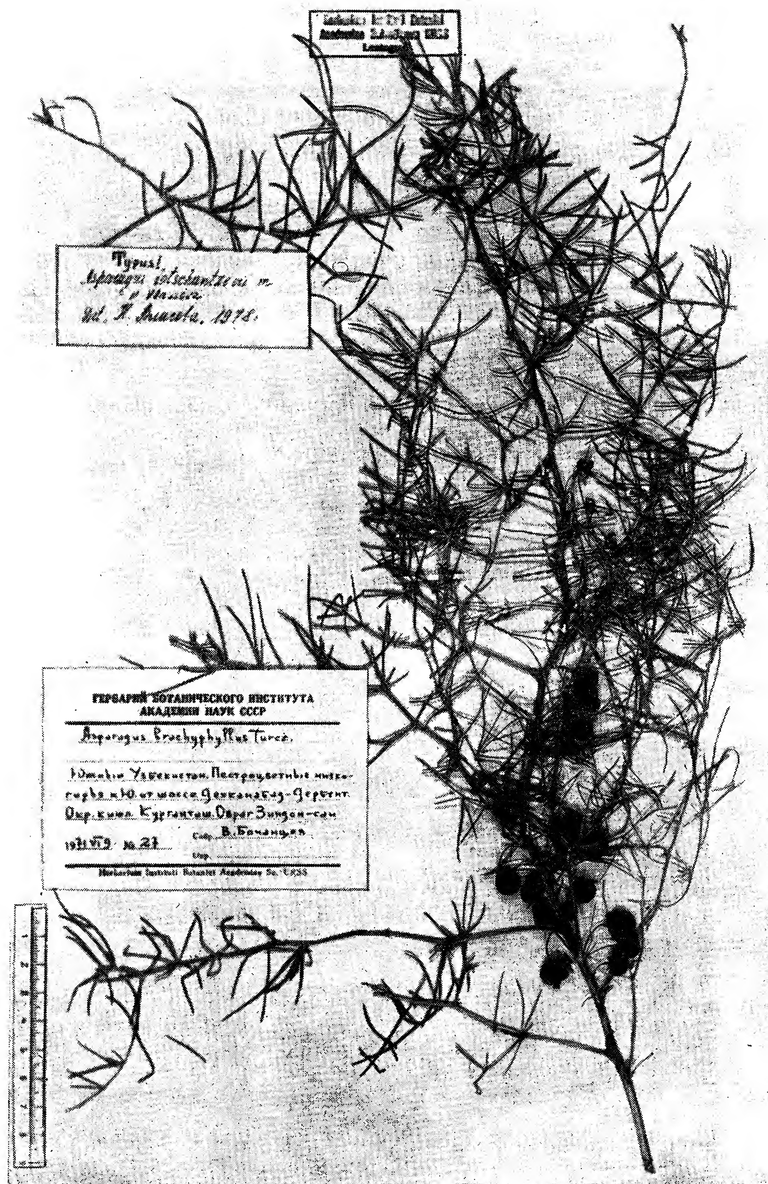


Рис. 2. *Asparagus botschantzevii* Vlassova (тип).

recto abeuntibus, ramulis secundariis brevibus, reflexis, ad costas indistincte scabro-dentatis, raro levibus; cladodia 3—10, inaequilonga, 5—10 mm longa, crassiuscula, basi aspera. Pediceli 2—3 (4) cm longi, triente superiore articulati. Bacca 6—8 (10) mm in diam., atro-brunnea, glauco-pruinosa. Perianthium florum masculorum 4—5 mm longum, atro-coloratum. Antherae ovales.

Typus: Prov. Fergana, distr. Osch, pr. Gulcza, 7 VI 1900, W. Tranzschel.

Данная разновидность встречается в западных низкогорьях Тянь-Шаня, а также в западных и северных низкогорьях Алая.

Asparagus tamariscinus Ivanova ex Grub. var. issykkulensis Vlassova var. nov. — Rami valde anguloso-infracti, ad costas tuberculato-dentati. Cladodia omnino vel basi tantum aspera. Pedicelli 8—10 mm longi, supra medium articulati. Bacca atro-brunnea, glauco-pruinosa.

Т у р u s: Lacus Issyk-Kyl (ad ripam australem), inter Ak-terek et Ach-agol, 18 IX 1930, № 1453, S. Juzepczuk.

A. tamariscinus был намечен к описанию Н. А. Ивановой, а действительно обнародовал его знаток флоры Центральной Азии В. И. Грубов (1955). Вид распространен в Монголии, Кашгарии, Джунгарии. На территории СССР встречается в Средней Азии (в южной и юго-восточной частях) и в Туве (южная, примонгольская часть). Позже автором (Грубов, 1977) *A. tamariscinus* был отнесен в синонимы *A. trichophyllus* Bunge. Однако, на наш взгляд, имеющиеся морфологические отличия, очень точно подмеченные при описании вида, позволяют сохранить его в качестве самостоятельного таксона. *A. tamariscinus*, как и другие виды этого рода, довольно полиморфен: у теневых экземпляров кладодии гладкие (или шероховатые только у основания), они наиболее близки к типовой разновидности. Описываемая здесь разновидность эндемична для Центрального Тянь-Шаня.

ЛИТЕРАТУРА

Г р у б о в В. И. (1955). Новые виды флоры Монголии. Бот. мат. (Ленинград), 17. — Г р у б о в В. И. (1977). *Asparagus* L. Раст. Центр. Азии, 7.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 29 V 1979.

УДК 582.949.27

Р. В. Камелин, А. М. Махмедов

О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ СРЕДНЕАЗИАТСКИХ ВИДОВ РОДА *SALVIA (LAMIACEAE)* ИЗ СЕКЦИИ *PHYSOSPHACE* BUNGE

R. V. K A M E L I N, A. M. M A C H M E D O V. ON THE SYSTEMATIC POSITION OF THE MIDDLE ASIATIC SPECIES OF THE GENUS *SALVIA* (*LAMIACEAE*) FROM THE SECTION *PHYSOSPHACE*

Описывается новая секция рода *Salvia*, объединяющая среднеазиатские виды.

Секция *Physosphace* Bunge рода *Salvia* L. была установлена А. А. Бунге по единственно известному ему виду из Ирана *S. aristata* Auch. (Bunge, 1873). В характеристике секции Бунге прежде всего обратил внимание на строение чашечки — она слегка вздувающаяся, обе губы ее выражены слабо и почти одинаковы по форме, зубцы чашечки заканчиваются длинными (до 5—7 мм) шиловидными остриями. В диагнозе секции были отмечены и такие существенные признаки, как отсутствие волосистого кольца в трубке венчика и равные колена связников.

Э. Буассье не признал эту секцию, отнеся ее единственный вид в секцию *Aethiopis* Benth. (Boissier, 1879). Брике (Briquét, 1897), вслед за Буассье, поместил *S. aristata* в ту же группу, называя ее секцией *Stenarrhena* (Don) Briq.

При обработке рода *Salvia* для «Флоры СССР» Е. Г. Победимова восстановила секцию Бунге, сильно расширив ее объем за счет шести эндемичных среднеазиатских видов (Победимова, 1954). Эти виды ранее единодушно относились ботаниками к секции *Eusphace* Benth., хотя еще при описании первого вида этой группы — *S. trautvetteri* Regel — Э. Регель определил его в секцию *Eusphace* с оговоркой «. . . ab omnibus speciebus hujus sectionis adhuc cognitus valde diversa» (Regel, 1880, с. 355). Е. Г. Победимова, помещая среднеазиатские виды в одну секцию

с *S. aristata* Auch., также отметила, что у них в отличие от типа секции есть волосистое кольцо в трубке венчика (признак, очень важный в систематике рода!), но других различий ей установить не удалось. Между тем в диагнозе секции признаки чашечки описаны Победимовой различно у среднеазиатских и иранского вида, а в характеристику секции произвольно введен признак, свойственный только среднеазиатским видам — «заднее колено связника в 2—3 раза длиннее переднего».

Монограф рода шотландский ботаник Я. Хедж, включая в эту секцию собственный вид из Афганистана *S. pterocalyx* Hedge, также заметил, что секция в этом объеме разнородна, тип секции отличается от остальных видов, да и включаемый им в секцию *S. pterocalyx*, вероятно, является представителем монотипной секции (Hedge, 1960). Однако и в более позднем обзоре шалфеев Афганистана Хедж, наметив еще один неописанный вид, продолжает числить *S. pterocalyx* в секции *Physosphace* (Hedge, 1965).

В разделении рода *Salvia*, насчитывающего более 500 видов, на секции со времен выдающегося монографа губоцветных Г. Бентама (Bentham, 1833) важнейшими признаками являются форма чашечки, наличие или отсутствие волосистого кольца в трубке венчика, строение тычинок и связников. Переисследовав все среднеазиатские виды, относящиеся к секции *Physosphace*, а также афганский вид *S. pterocalyx*, мы пришли к выводу, что по всем этим признакам среднеазиатские виды отличаются от типа секции *S. aristata*. Чашечка их более зигоморфна, зубцы ее не несут длинных заострений, волосистое кольцо в трубке венчика хорошо выражено, заднее колено связника в 2—3 раза длиннее переднего. Последний признак, как и ряд других важных признаков, отличает наши виды и от видов секции *Eusphace*. Общими признаками для иранского типа секции *Physosphace* и среднеазиатских видов являются лишь вздувающаяся после цветения чашечка (размер вздутия различен у разных видов), преобладание в ветвлении стебля мутовок из трех ветвей или измененных мутовочек в соцветии (у типа секции, однако, встречаются мутовки из двух веточек, а у одного вида из Средней Азии — из трех-четырех), а также ряд признаков, общих для всех или нескольких секций в подроде *Salvia*.

Таким образом, среднеазиатские виды, относившиеся к секции *Physosphace*, следует исключить из нее и правильнее всего считать их относящимися к новой секции рода, описываемой ниже.

Sectio Sogdosphace R. Kam. et Machmedov sect. nov. — Calyx 15—20 nervius, demum inflatus, dentibus obtusiusculis vel mucronulato — acutatis. Corollae labium superius latum, marginibus reflexis. Anulus pilorum in tubo corollae completus. Filamenta fertilia connectivis sesqui longiora, geniculo anteriore quam posterius 2—3 breviore. Thecae ambae fertiles. Staminodia parvula sed conspicua. Herbae perennes, foliis pinnatisectis vel profunde dentatis, verticillastris plerumque e ramis tribus formatis.
Typus: *Salvia submutica* Botsch. et Vved.

Секция *Sogdosphace* R. Kam. et Machmedov. — Чашечка с 15—20 жилками, позднее вздувающаяся, с туповатыми или с небольшим острием зубцами. Верхняя губа венчика широкая, с боков завернутая. В трубке венчика хорошо развито волосистое кольцо. Тычиночные нити в $1^1/_2$ раза длиннее связника, переднее колено связника в 2—3 раза короче заднего. Оба гнезда пыльника фертильные. Стаминодии мелкие, но заметные. Многолетние травы с перистораздельными или глубокозубчатыми листьями и трехсложными мутовками ветвей.

Тип: *Salvia submutica* Botsch. et Vved.

К секции *Sogdosphace* относятся следующие виды:

1) *S. submutica* Botsch. et Vved. 1954, Not. Syst. Herb. Inst. Bot. Acad. Sci. Uzbek. 14 : 11.

Typus: Памироалай, горы Койташ. По дороге из кишлака Кок-Булак в кишлак Омандара. Пырейная степь. Южный склон. На гранитных осыпях. 5 VIII 1934. (Бочанцев) [TAK]!

2) *S. trautvetteri* Regel, 1880, Acta Horti Petrop. 6, 2 : 355. — Syn.: *S. lipskyi* Pobed. 1954, Flora URSS, 21 : 654, 273.

Typus: Karatau, Balakschi-ata, 29 V 1876. A. Regel [LE]!

3) *S. glabricaulis* Pobed. 1954, Flora URSS, 21 : 656, 278.

Typus: Kansai, in jugo Okurtau prope Kisilkan (Azbukin, 18 V 1938. № 237). [LE]!

4) *S. tianschanica* Machmedov, 1980, Nov. syst., 17.

Typus: Узбекистан, Зап. Тянь-Шань, Ташкентский Алатау, Чаткальский заповедник, южные склоны в бассейне р. Баш-кызыл-сай, 8 VII 1976, № 3, Камелин, И. и Л. Левичевы [LE]!

5) *S. komarovii* Pobed. 1954, Flora URSS, 21 : 655, 277.

Typus: Seravschan, prope ragum Schink (Komarov, 28 V 1892) [LE]!

6) *S. lilacinocoerulea* Nevski 1937, Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS, ser. 1, 4 : 327.

Typus: Подъем к водораздельной линии Кугитанга против кишлака Ходжа-филь-ата. Зона арчевого леса близ нижней своей границы. 27 VI 31, № 415, С. А. Невский [LE]!

7) *S. vvedenskii* E. Nikit. 1962, Flora Kirghiz. 10 : 377.

Typus: Кетмень-тюбинская котловина, Сусамырский хр., Капчигай (Ботбаева, 1 VI 1960) [FRU]! Iso. — [LE]!, [MW]!

Описанный ранее вид *S. lipskyi* Pobed. мы не считаем самостоятельным, а относимый в секцию *Physosphace* афганский вид *S. pterocalyx* Hedge — принадлежащим к особой еще не описанной монотипной секции

ЛИТЕРАТУРА

(Бунге А. А.) Bunge A. (1873). *Labiatae* Persicae. Mem. Acad. Sc. Petersb. VII, ser. XXI, 1 : 41. — Победимова Е. Г. (1954). Род *Salvia*. В кн.: Флора СССР, XXI. — (Регель Э.) Regel E. (1880). Descriptiones plantarum novarum et minus cognitarum. Fasc. VII. Тр. бот. сада, VI : 289. — Bentham I. (1833). Account of Indian *Labiatae* in the collection of I. F. Royle. Bot. Mis., 3 : 370. — Boissier E. (1879). Flora Orientalis, IV : 617. — Briquét J. (1897). *Labiatae* in: A. Engler, K. Prantl. Die Natürlichen Pflanzenfamilien. IV, 3a : 183. — Hedge J. C. (1960). Two remarkable new *Salvias* from Afganistan. Not. Roy. Bot. Gard. Edinb., 23, 2 : 163. — Hedge J. C. (1965). Studies in the flora of Afganistan. III. An account of *Salvia*. Not. Roy. Bot. Gard. Edinb., 26, 4 : 407.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 IX 1979.

УДК 005 : 582.394.742 (597)

Ву Нгуен Ты

НОВЫЕ ВИДЫ РОДОВ *COLYSIS* И *NEOCHEIROPTERIS* (*POLYPODIACEAE*) ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

VY NGUYEN TU. NEW SPECIES OF THE GENERA *COLYSIS* AND *NEOCHEIROPTERIS* (*POLYPODIACEAE*) OF THE VIETNAMESE FLORA

Обрабатывая коллекцию папоротников, хранящуюся в Гербарии Биологического института Национального центра научных исследований Вьетнама в Ханое, я выделил два новых вида из семейства многоножковых (*Polypodiaceae*), описание которых приводится ниже.

Colysis chilangensis Tu sp. nov. — Rhizoma repens, paleis tectum. Paleae clathratae, apicibus acutatis, basi latae, margine dentatae, 1.2—1.8 mm lg., 0.4—0.6 mm lt. Frondes dimorphae, fertiles — pinnatipartitae, glabrae, 10—12 cm lg., 2—2.5 cm lt., breviter petiolatae, petiolis paleis

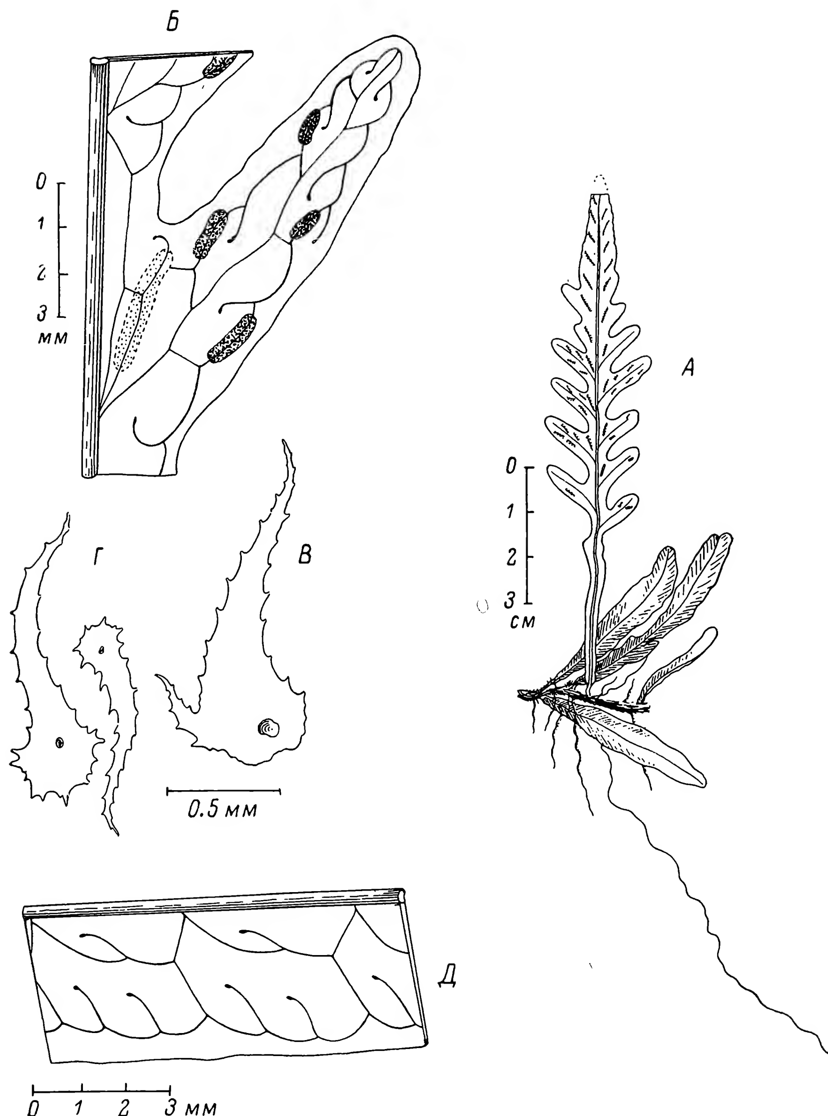


Рис. 1. *Colysis chilangensis* Tu.

А — общий вид, *Б* — жилкование и положение сорусов, *В* — чешуя корневища, *Г* — чешуя главной жилки, *Д* — жилкование стерильной вайи.

minutis praeditis, laminis crassiusculis decurrentibus; steriles — oblongae, tenues, indivisae, apice obtusatae, 3.5—5.5 cm lg., 0.5—0.7 cm lt. Nervatio retiformis, simplex, prominula, nervis primariis paleis minutis tectis. Sori longi, in medio nervorum insidentes, 1—5 mm lg., 0.3—0.4 mm lt. Sporangia longe stipitata, stipite monosticho, annulo e cellulis 15—16 constante. Sporae reniformes, decoloratae (fig. 1).

Typus: Prov. Cao lang, distr. Chi lang, in silvis montanis, 14 IX 1964, Quy, n° 72. In Herb. Inst. Biol. Centri Nationalis Studiorum Scientificorum Vietnamensis (Hanoi) conservatur.

Affinitas. A specie proxima *C. dissimilialata* (R. Bonap.) R. C. Ching praeter minutiem etiam frondibus sterilibus indivisis, nervatione simplici et nervis principalibus paleis tectis bene differt.

Корневище ползучее, покрытое чешуями. Чешуи клатратные, с заостренными верхушками, в основании широкие, по краю зубчатые, 1.2—1.8 мм дл., 0.4—0.6 мм шир. Вайи диморфные, фертильные — перисторадельные, голые, 10—12 см дл., 2.0—2.5 см шир., на коротких черешках,

снабженных мелкими чешуями; пластинки толстоватые, низбегающие; стерильные вайи продолговатые, тонкие, простые, на верхушке притупленные, 3.5—5.5 см дл., 0.5—0.7 см шир. Жилкование сетчатое, простое, не очень заметное, главные жилки покрыты мелкими чешуями. Сорусы длинные, расположены в средней части жилок, 1—5 мм дл., 0.3—0.4 мм шир. Спорангии с длинной ножкой из одного ряда клеток, с кольцом из 15—16 клеток. Споры почковидные, белые (рис. 1).

Тип: Пров. Каоланг, район Тиланг, в горных лесах, 14 IX 1964, Ки, № 72. Хранится в Гербарии Биологического института Национального центра научных исследований Вьетнама (Ханой).

Родство. От очень близкого вида *C. dissimilialata* (R. Bonap.) R. C. Ching хорошо отличается, кроме меньшего размера растения, простыми стериальными вайями, простым жилкованием и наличием чешуй на главных жилках.

Neocheiropteris sapaensis Tu sp. nov. — Rhizoma longe repens, paleis tectum. Paleae tenues, angustae, versus apicem acutatae, basi dilatatae, margine inaequaliter dentatae, atro-brunneae, clathratae. Frondes monomorphae, lineari-lanceolatae, curvatae, simplices, integrae, 11—36 cm lg. Petioli brevissimi (0.2—1.2 cm lg.), basi cum rhizomate articulati. Laminae tenues, subcoriaceae, margine undulatae, subtus pilis paleiformibus obtectae, supra glabrae, 10—35.5 cm lg., 0.4—1.6 cm lt. Nervatio reticularis, inconspicua; nervus primarius ad normam paleis minutis praeditus. Sori orbiculares vel elongato-elliptici, paraphysibus peltatis minutis (0.3—0.5 mm in diam.) instructi, longitudinales, biseriales. Sporangia stipitata, stipite disticho, annulo e cellulis 14 constante. Sporae reniformes, flavescentes (fig. 2).

Typus: Vietnam, prov. Hoang lien son, O qui ho — Sapa (ab Sapa 3 km), 1600 m alt. s. m., 9 XII 1964, expeditio floristica Vietnamo-chinensis, n° 2739. In Herb. Inst. Biol. Centri Nationalis Studiorum Scientificorum Vietnamensis (Hanoi) conservatur.

Paratypi: Prov. Hoang lien son, Sapa, in silva montana Ham rong, 1800 m alt. s. m., 11 XII 1964, expeditio floristica Vietnamo-chinensis, n° 2854; prov. Thanh hoa, distr. Yen cat, 1 II 1975, A. L. Takhtajan, n° 8691.

Affinitas. Ab affini specie *N. normalis* (D. Don) Tagawa palearum rhizomatum forma, paleis fasciculo pilorum destitutis, frondibus minoribus et angustioribus bene distinguitur.

Корневище длинноползучее, покрытое чешуями. Чешуи тонкие, узкие, с заостренными верхушками, в основании широкие, по краю неравнозубчатые, темно-коричневые, клатратные. Вайи мономорфные, линейно-ланцетные, искривленные, простые, цельные, 11—36 см дл. Черешки очень короткие (0.2—1.2 см дл.), в основании сочлененные с корневищем. Пластинки тонкие, почти кожистые, по краю волнистые, на нижней поверхности с пленковидными волосками, сверху голые, 10—35.5 см дл., 0.4—1.6 см шир. Жилкование сетчатое, незаметное; главная жилка обычно с маленькими чешуями. Сорусы округлые или удлиненно-эллиптические, с маленькими (0.3—0.5 мм в диам.) щитовидными парафизами, расположены двурядно, параллельно главной жилке. Спорангии с ножкой из двух рядов клеток, с кольцом из 14 клеток. Споры почковидные, светло-желтые (рис. 2).

Тип: Вьетнам, пров. Хоангльеншон, по дороге от Овихо на Шапа (3 км от Шапы), на высоте 1600 м над ур. м., 9 XII 1964, Вьетнамско-китайская экспедиция, № 2739. Хранится в гербарии Биологического института Национального центра научных исследований Вьетнама (Ханой).

Паратипы: Пров. Хоангльеншон, Шапа, в горных лесах Хамронг, на высоте 1800 м над ур. м., 11 XII 1964, Вьетнамско-китайская флористическая экспедиция, № 2854; пров. Тханьхоа, район Иенкат, 1 II 1975, А. Л. Тахтаджян, № 8691.

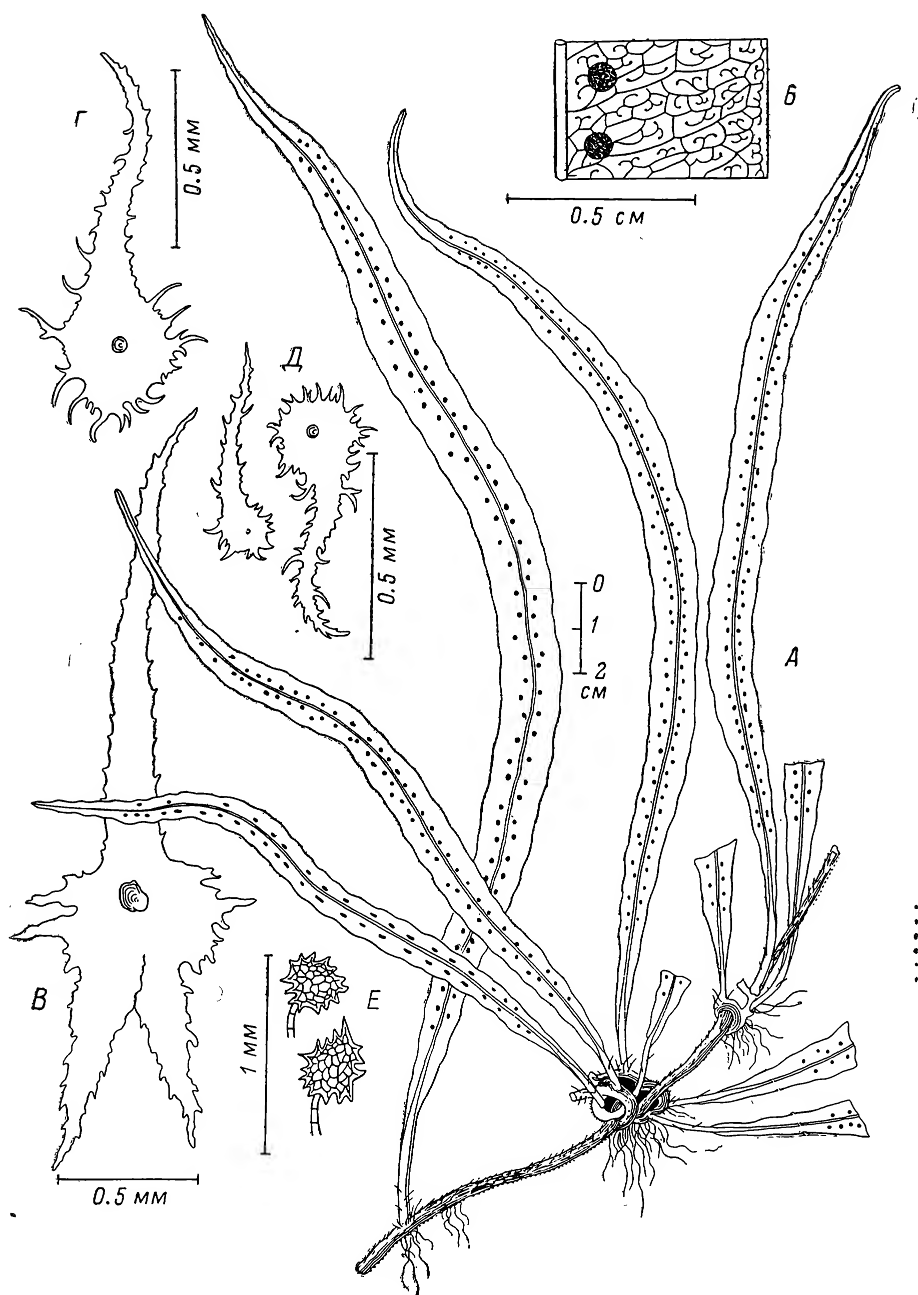


Рис. 2. *Neocheiropteris sapaensis* Tu.

А—В — то же, что на рис. 1; *Г* — чешуя черешка, *Д* — чешуя нижней стороны пластинки, *Е* — парафизы.

Родство. От близкого вида *N. normalis* (D. Don) Tagawa хорошо отличается формой чешуй корневища, чешуями без пучка волосков и более мелкими и узкими вайями.

ЛИТЕРАТУРА

Ching R. C. (1933). The studies of Chinese Ferns IX. Bull. Fan Mem. Inst. Biol. (Bot.), 4, 3 : 47. — Ching R. C. (1933). The studies of Chinese Ferns X. Bull. Fan Mem. Inst. Biol. (Bot.), 4, 10:293. — Ching R. C. (1934). Icones Filicum Sinicarum, 2. Peiping, China. — Ching R. C. (1937). Icones Filicum Sinicarum, 4. Peiping, China. — Copeland E. B. (1905). The *Polypodiaceae* of the Philippine islands. Bureau Govern. Labor., 25 : 5. — Holttum R. E. (1954). A revised Flora of Malaya. 2. Ferns of Malaya : 159. — Tardieu-Blot, C. Christensen. (1941). Polypodiacées. In Lecomte, Flore général de l'Indo-Chine, 7, 9.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 XI 1979.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.918.3 (571.6)

Н. Н. Цвелев

НИЗМЯНКА *CENTUNCULUS (PRIMULACEAE)* — НОВЫЙ РОД ФЛОРЫ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

N. N. TSVELEV. *CENTUNCULUS (PRIMULACEAE)* — A NEW GENUS OF THE FLORA OF THE FAR EAST

Впервые на Дальнем Востоке на о. Попова в окрестностях Владивостока найдено растение из семейства первоцветных *Primulaceae* — низмянка маленькая *Centunculus minimus* — представитель монотипного рода. Вновь обнаруженные местонахождения этого широко распространенного в Европе и Северной Америке вида признаются за естественные, хотя возможность его заноса все же не исключена.

Бывшее ранее не известным на Дальнем Востоке карликовое растение из семейства первоцветных *Primulaceae* — низмянка маленькая *Centunculus minimus* L. — обнаружено мною, Н. С. Пробатовой и В. П. Селедцем в сентябре 1979 г. в юго-западной части о. Попова в окрестностях Владивостока. В этом месте за песчано-галечниковым береговым валом у берега бухты Пограничника тянется полоска болотистого луга с преобладанием на нем *Calamagrostis angustifolia* Kom. Можно отметить здесь присутствие таких относительно редких болотных растений, как *Eriocaulon ussuriense* Koern. ex Regel, *Triadenum japonicum* (Blume) Makino, *Lobelia sessilifolia* Lamb. и *Utricularia intermedia* Hayne. Далее от берега болотистый луг переходит в очень пологий луговой склон. *Centunculus minimus* растет в нижней части этого склона, предпочитая более влажные и слабо задернованные участки, где этому виду нередко сопутствуют *Juncus bufonius* L. s. l., *Eleocharis maximoviczii* Zinserl., *Bulbostylis densa* (Wall.) Hand.-Mazz. (=*B. capillaris* auct.) и *Tillaea aquatica* L. Последние два вида относятся к числу очень редких на Дальнем Востоке и в окрестностях Владивостока еще не отмечались.

Основной ареал *Centunculus minimus* охватывает значительную часть Европы и Северной Америки. Известны еще немногочисленные местонахождения этого вида во внетропических районах Африки, Южной Америки и Австралии, быть может, являющиеся результатом заносов. Сколько-нибудь четких различий между популяциями *C. minimus* с разных континентов не наблюдается, хотя северо-американские популяции описывались в качестве самостоятельного вида — *C. lanceolatus* Michx. В СССР *C. minimus* был известен только из европейской части от островов Эстонии и северного побережья Финского залива (о. Северный Березовый в Ленинградской обл.) до низовьев Днепра и окрестностей Волгограда. Восточнее Волги имеется только одно старое и не подтвержденное гербарными образцами указание этого вида для Прибайкалья в книге Георги (Georgi, 1775), повторенное К. Ф. Ледебуром (Ledebour, 1847). Более вероятно, что оно ошибочно, хотя имеющая сходный облик и близкую экологию *Tillaea aquatica* была обнаружена в Прибайкалье только в относительно недавнее время (в 1970 г.).

Всюду в европейской части СССР, по-видимому, и за ее пределами *C. minimus* распространен крайне спорадично, но в большом количестве на каждом местонахождении, не обнаруживая тенденции к дальнейшему

расселению. Очень вероятно, что если не все, то почти все известные местонахождения этого вида связаны со старыми дюнами или береговыми валами ныне существующих или существовавших во время климатического оптимума голоцена солоноватых или пресных водоемов. В частности, все местонахождения *C. minimus* близ побережья Балтийского моря, в том числе и наиболее восточное из них — на о. Северный Березовый (Erkamo, 1937), находятся в понижениях между старыми дюнами или за песчаными береговыми валами. Нами *C. minimus* наблюдался в двух пунктах европейской части СССР: в окрестностях пос. Мерефы Харьковской обл. на размытой древними потоками надлуговой террасе р. Мжи вместе с другим растением, очень сходным по экологии и спорадичности распространения — *Cardamine parviflora* L., и в 16—17 км к северу от г. Новохоперска Воронежской обл. в пределах Хоперского государственного заповедника на размытой надлуговой террасе р. Хопер близ сел. Варварино вместе с такими близкими по экологии видами, как *Cardamine parviflora*, *Peplis alternifolia* Bieb., *Dichostylis hamulosa* (Bieb.) Nees и *Schoenoplectus supinus* (L.) Palla (последние 2 вида найдены нами в Воронежской обл. впервые). Можно предполагать, что в обоих местонахождениях прежде существовали крупные водоемы озерного типа, так как поймы названных рек в этих местах сильно расширены, а надлуговые террасы размыты. Наши многолетние наблюдения над местонахождением *C. minimus* близ пос. Мерефы показали, что хотя этот вид охотно селится здесь вдоль тропинок и на перекопанных под огороды участках, площадь, занимаемая им, не только не увеличивается, но, напротив, уменьшается. В других местах Харьковской обл. этот вид не был найден нами, несмотря на самые тщательные поиски, хотя прежде он собирался в окрестностях Харькова и Змиева. По-видимому, и в других областях европейской части СССР *C. minimus* не только не распространяется с помощью человека, но явно сокращает свой ареал подобно целому ряду водных и прибрежных растений — реликтов со времени послеледникового климатического оптимума (*Trapa natans* L., *Caldesia parnassifolia* (Bassi) Parl., *Aldrovanda vesiculosa* L. и др.).

Довольно широкое распространение *C. minimus* во вновь обнаруженном нами местонахождении на о. Попова (он встречается здесь на протяжении около 500 м вдоль побережья), приуроченность этого вида к вполне естественному для него местообитанию и очень слабая способность его к расселению с помощью человека свидетельствуют против возможности заноса. Мы считаем очень вероятным, что этот вид со временем будет найден и в других районах Восточной Азии, в том числе в Китае и на п-ове Корея, Однако возможность заноса *C. minimus* на о. Попова все же не может считаться полностью исключенной, так как в окрестностях Владивостока имеется немало натурализовавшихся европейских растений (например, виды клевера *Trifolium repens* L., *T. arvense* L. и *T. campestre* Schreb.).

Гербарный материал по *Centunculus minimus* с о. Попова хранится в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в г. Ленинграде (наши сборы) и в Гербарии Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР (сборы Н. С. Пробатовой и В. П. Селедца).

ЛИТЕРАТУРА

E r k a m o V. (1937). *Centunculus minimus* L. in Koivisto (KA) gefunden. Annal. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 9, 7. — G e o r g i J. G. (1775). Bemerkungen einer Reise im Russischen Reich in den Jahre 1772, 1. S.-Petersb. — L e d e b o u r C. F. (1847). Flora Rossica, 3, 1. Stuttgart.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 XI 1979.

УДК 582.675 : 005 (47+57)

Я. П. Дидух, Г. С. Куковица

THALICTRUM BAUHINII (RANUNCULACEAE) — НОВЫЙ ДЛЯ СССР ВИД

JA. P. DIDUKH, G. S. KUKOVITSA. *THALICTRUM BAUHINII (RANUNCULACEAE)* — A NEW SPECIES FOR THE U. S. S. R.

Приводится новый для СССР центральноевропейский вид *Thalictrum bauhinii*, который встречается возле сел Червоное, Стенка и Белый Камень Золочевского р-на Львовской обл. и с. Рогачин Бережанского р-на Тернопольской обл., где произрастает на степных участках и обнажениях мела или известняка. Даются его детальное описание, биоморфологические и эколого-ценотические отличия от близкого вида *T. simplex*.

Thalictrum bauhinii Crantz (sect. *Thalictrum*), который приводится для Центральной Европы (Hegi, 1909; Tutin, 1974; Rothmaler, 1976, и др.), собирался на протяжении нескольких лет (1975—1979) на территории Золочевского р-на Львовской обл. возле с. Червоное (гора Лысая) (гербарий: Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Г. С. Куковица, 1975; Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Я. П. Дидух, Г. С. Куковица, Л. П. Еременко, 1978), с. Стенка (гора Стенка) (гербарий: Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Я. П. Дидух, Г. С. Куковица, Л. П. Еременко, 1978), с. Белый Камень (гора Белый Камень) (гербарий: Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Я. П. Дидух, Г. С. Куковица, 1977), а также в Бережанском р-не Тернопольской обл. около с. Рогачин (гора Лисица) (гербарий: Я. П. Дидух, Г. С. Куковица, Л. П. Еременко, И. Н. Падун, 1979). Данный вид произрастает на степных участках, меловых или известняковых обнажениях в нижней части некрутых (до 10°) склонов. Распространение его в западной части Подолии еще раз подтверждает справедливость наших выводов (Шеляг-Сосонко, Дідух, 1978) о принадлежности этой территории к Центральноевропейской флористической провинции.

Поскольку *T. bauhinii* ранее для территории СССР не указывался, мы даем его детальное описание.

T. bauhinii (см. рисунок) представляет собой травянистый поликарпик с короткими и длинными, шнуровидными, до 3 мм в диам. корневищами и кистевой корневой системой. Растение голое. Стебли до 80 см выс., 2—5 мм в диам., большей частью одиночные, редко по нескольку, прямостоячие или восходящие, бороздчатые, только в соцветии разветвленные, с косо вверх направленными веточками. Прикорневые листья 10—20 см дл., в очертании овально-яйцевидные, дважды или трижды перисторассеченные, с черешками до 5 см дл., которые при основании образуют влагалище. Средние стеблевые листья 10—15 см дл. и 5—10 см шир., в очертании от ланцетных до яйцевидных, дважды перистые, на коротких (до 1 см дл.) крылатых черешках. Верхние стеблевые листья до 3 см дл. и 2 см шир., в очертании яйцевидные, перистые. Конечные доли нижних листьев удлиненно-яйцевидные, перистые. Конечные доли нижних листьев удлиненно-яйцевидные, 1.5—2.5 см дл. и 0.7—1 см шир., при основании клиновидные, реже закругленные, на верхушке трехзубчатые или трехлопастные, туповатые; средних — от линейных до удлиненных, 1—2.5 см дл., 3 мм шир., на верхушке заостренные; верхних — линейные, до 2 см дл. и 1 мм шир. Все конечные доли сверху темно-зеленые, снизу сероватозеленые, с завернутыми вниз краями и хорошо выраженными жилками. Соцветие — пирамидальная сжатая метелка до 20 см дл. и 5—7 см шир. Цветки на ножках до 1 см дл., с продолговатыми или яйцевидными (2—3 мм дл.), на верхушке заостренными, желтовато- или фиолетово-зеленоватыми листочками околоцветника. Пыльники 1.5—2 мм дл., повисшие, на верхушке короткозаостренные, на тонких розоватых нитях до 5 мм дл. Семянки сидячие, удлиненно-яйцевидные или яйцевидные, 2—2.5 мм дл., ребристые, голые. Цветет с июня по август.



Thalictrum bauhinii Crantz.

Во «Flora Europaea» (Tutin, 1974) *T. bauhinii* рассматривается в качестве подвида *T. simplex* L. ssp. *bauhinii* (Crantz) Tutin. *T. bauhinii* имеет узкие конечные доли листьев, в то время как у *T. simplex* конечные доли нижних листьев удлиненно-яйцевидные, 3—7 см дл. и 1—3 см шир.; средних — удлиненно-яйцевидные, 2—3 (реже 5) см дл. и 1—2 (реже 3) см шир.; верхних — удлиненные, до 2 см дл. и 5 мм шир. По этому признаку *T. bauhinii* сходен с T. *lucidum* L. и по ключам ошибочно определялся как *T. lucidum* («Флора УССР», 1953; «Визначник рослин України», 1965). Однако *T. lucidum* сильно отличается от *T. bauhinii* целым рядом существенных признаков, которые не учтены в ключах: укороченными корневищами, всегда линейными (не шире 2—3 мм) конечными долями всех листьев, развесистой щитковидной метелкой до 40 см шир., более длинными (6—8 мм) тычинками, тупой верхушкой пыльников и др.

T. bauhinii отличается от *T. simplex* также характером ареала и эколого-ценотическими условиями произрастания. *T. simplex* широко распространен в Европе и в умеренной зоне Азии по кустарникам, опушкам,

травянистым склонам и лугам. *T. bauhinii*, который произрастает только в Центральной Европе и частично заходит в Южную Скандинавию (Швецию), приурочен к более ксерофитным условиям: луговым степям и обнажениям карбонатных пород. Как указывает Хеги (Hegi, 1909), в растительных группировках Центральной Европы, где встречается *T. bauhinii*, постоянными видами являются *Anthericum ramosum* L., *Asperula cynanchica* L., *Galium verum* L., *Scabiosa ochroleuca* L., *Stachys recta* L., *Teucrium montanum* L., *Veronica teucrium* L., *Vincetoxicum hirundinaria* Medik. и др. Отмеченные нами группировки степной растительности с участием *T. bauhinii* относятся к формации Caricetа humilis, в составе которой наиболее часто встречаются *Anthericum ramosum*, *Bupleurum falcatum* L., *Asperula cynanchica*, *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Lembotropis nigricans* (L.) Griseb., *Ranunculus zapalowiczii* Pacz., *Linum flavum* L., *Scabiosa ochroleuca*, *Teucrium chamaedrys* L., *Aster amellus* L. и др.

Исходя из вышеизложенного, можно сделать вывод, что *T. bauhinii* в эколого-ценотическом отношении является узкоспециализированным видом, эволюция которого сопряжена с развитием специфической степной флоры Центральной Европы. Его систематическая близость с *T. simplex* свидетельствует о генетических связях с последним видом, который в Центральной Европе характеризуется большим разнообразием морфологических форм и широкой эколого-ценотической амплитудой.

Собранные растения переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР и Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР.

ЛИТЕРАТУРА

Визначник рослин України. (1965). — Флора УРСР. (1953). Т. 5. — Шеляг-Сосонко Ю. Р., Я. П. Дідух. (1978). Східна межа Центральноевропейської флористичної провінції на території УРСР. Укр. бот. ж., 35, 4. — Hegi G. (1909). Illustrierte Flora von Mitteleuropa, 3. München Lehmann Verlag. — Rothmaler W. (1976). Ekskursionsflora für die Gebiete der DDR und BRD. Volk und Wissen Volkseigener Verlag, Berlin. — Tutin T. G. (1974). *Thalictrum*. Flora Europaea, 1.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киевский государственный университет.

Получено 25 XII 1978.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57) 589. 1

ПАМЯТИ ПАВЛА ДИОНИСЬЕВИЧА ЯРОШЕНКО (1906—1978)

T. S. GEIDEMAN. IN MEMORIAM PAVEL DIONISIEVICH YAROSHENKO (1906—1978)

23 сентября 1978 г. после продолжительной и тяжелой болезни скончался Павел Дионисьевич Ярошенко — действительный член Всесоюзного ботанического общества с 1951 г., ботаник широкого профиля. В лице П. Д. Ярошенко советская наука потеряла видного теоретика, пытливая мысль которого неустанно работала до самых последних дней жизни, несмотря на тяжелый недуг. Последние свои работы он писал левой рукой, уже не владея правой и с трудом передвигаясь.

П. Д. родился в 1906 г. в семье податного инспектора в местечке Агдаш (ныне г. Агдаш Азербайджанской ССР). Среднюю школу он окончил в Тбилиси и там же поступил на агрономический факультет Тифлисского политехнического института им. В. И. Ленина.

Уже на первом курсе П. Д. заинтересовался ботаникой. В выборе этой специальности большое влияние на него оказал его старший брат — известный лесовод Георгий Дионисьевич Ярошенко. Первые исследования по геоботанике и систематике растений в высокогорьях Большого Кавказа П. Д. провел под руководством А. А. Гроссгейма и первую свою работу, написанную совместно с ним («Очерк растительности летних пастбищ Нухинского уезда»), опубликовал в 1929 г. будучи еще студентом последнего курса. В 1930 г. П. Д. окончил Государственный университет Грузии, куда перед этим был переведен агрономический факультет Тифлисского политехнического института. До 1948 г. он работал в Закавказье — Баку, Махарадзе, Кировакане и Ереване, в том числе в системе Академии наук Армянской ССР в течение 12 лет. В 1938 г. он защитил кандидатскую диссертацию, в 1940 г. — докторскую, в 1944 г. был утвержден в звании профессора.

Диапазон научных интересов П. Д. Ярошенко был очень широк. Будучи прежде всего геоботаником и занимаясь исследованием различных районов, он всегда детально изучал местную флору, придерживаясь убеждения, что знание растений для геоботаника также необходимо, как знание нот для музыканта. И надо отдать ему справедливость, что эти «ноты» он знал превосходно.

Геоботанические работы П. Д. написаны в разных планах. Традиционных «очерков растительности» отдельных районов у него сравнительно мало. Общее геоботаническое обследование любого нового для него района обычно предшествовало более детальным исследованиям отдельных слагаемых его растительного покрова, результаты которых составляли в дальнейшем основу крупных теоретических обобщений и практических рекомендаций.

Первые геоботанические исследования П. Д. были посвящены высокогорной луговой растительности южного склона Большого Кавказа в Нухинском и Закатальском районах Азербайджанской ССР. Этот тип растительности привлекал его и позже. Как самостоятельно, так и совместно

с сотрудниками и учениками, П. Д. изучал высокогорные луга Армянской ССР, сенокосы и пастбища Дальнего Востока — Приморского края, Нижнего Амура, Магаданской обл., а также Кабардино-Балкарии и Владимирского Ополья.

Работая в горах Закавказья и изучая травяную растительность высокогорных поясов, П. Д. отмечал ее большое экологическое и фитоценотическое разнообразие. Это привело его к пересмотру понятия лугового типа растительности как ассоциаций многолетних мезофитов (по А. П. Шенникову). Замечания П. Д. сводились в основном к тому, что луговую растительность нельзя отличать от других типов травяных фитоценозов лишь по одному признаку, а именно по преобладанию травянистых многолетних мезофитов. Он считал, что этот признак как ведущий может быть выдержан лишь в условиях умеренного климата средней полосы европейской части СССР и не является основным для разнообразной луговой растительности высокогорий и районов с изменчивыми условиями увлажнения, как, например, Дальний Восток, где в засушливые годы водный режим долинных лугов становится явно ксерофильным. На основании своих многолетних исследований П. Д. в 1957 г. разработал и опубликовал новое определение типа луговой растительности как «охватывающего сообщества с более или менее развитым многолетним злаковым или злаковидным дерном и с одним лишь зимним, иногда неполно выраженным, периодом относительного покоя, свойственные почвам, водный режим которых характеризуется чередованием переувлажнения и более или менее значительного просыхания» («Геоботаника», 1961, с. 168).[1] Включение в общее определение типа луговой растительности признака переменности водного режима почвы, допускающего ее временное значительное просыхание, имеет важное практическое значение, так как говорит о необходимости своевременного полива лугов, что ведет к повышению урожайности травостоя даже в тех районах, которым не свойственна длительная засуха.

Согласно приведенному определению типа луговой растительности, П. Д. исключил из него все альпийские ковры и горные высокотравья, отнеся последние к особому типу высокотравной растительности, имеющей реликтовый характер и соответственно разорванный ареал, протянувшийся от горных систем Альп и Карпат до Дальнего Востока.

В зависимости от условий увлажнения П. Д. подразделил луга на мезофильные, гемиксерофильные и гемигигрофильные, упомянув, однако, что по этому признаку можно классифицировать луговую растительность далеко не во всех зонах и районах. Поэтому в основу более общего ее подразделения он положил горизонтальную структуру травостоя и выделил два подтипа: луга простые и сложные. Первые характеризуются почти нерасчлененным в горизонтальном направлении травостоем, в котором микрогруппировки высших растений едва намечаются, тогда как во втором они более или менее ясно выражены и образуют хорошо заметную мозаику. Быстрое распознавание в практической работе простых и сложных лугов облегчается тем, что первые значительно беднее видами, особенно видами, играющими в сообществах сколько-нибудь значительную роль.

Дальнейшую классификацию луговой растительности (на примере лугов Приморского края) П. Д. довел до формаций и групп ассоциаций с учетом жизненных форм растений и видов доминантов. Характер же использования лугов как сенокосных и пастбищных он считал признаком не геоботанического, а хозяйственного деления, в основу которого должен быть положен приведенный выше геоботанический принцип.

Не менее пристальное внимание П. Д. уделял изучению лесной растительности двух горных систем — Кавказа и Карпат, основываясь на учении о типах леса Г. Ф. Морозова и В. Н. Сукачева. Понимая, что тип

---

[1] Это предложение вызвало критические замечания Т. А. Работнова (Бот. ж., т. 44, № 1, 1959).

леса как тип лесного биогеоценоза является основой правильного научного ведения лесного хозяйства, П. Д. пытался прежде всего разобраться в динамических процессах, лежащих в основе географического размещения лесов, причинах вековых изменений верхней границы леса в горах и смен растительности (естественной и антропогенной) на равнине. На основе анализа собственных исследований и данных литературы П. Д. пришел к заключению, что главными факторами, влияющими на природную динамику верхней границы леса, являются генезис почв и вековые изменения климата. При этом в областях с более суровым современным климатом главное значение имеют последние, в районах же с относительно мягкими условиями современного климата динамика верхней границы леса обусловлена прежде всего генезисом почвы. Так, например, в Восточном Закавказье усиление континентальности климата ведет к гибели всходов бука у верхней границы леса не прямо, а через физиологическую сухость почвы, обусловленную высоким содержанием в ее верхнем горизонте гидрофильных коллоидов.

Отмечая неоднородность верхней границы леса в Карпатах, образованной то буковым, то еловым лесом, П. Д. присоединился к гипотезе зарубежных ученых о решающем значении влажности локального климата. Кроме того, он высказал мнение о губительном воздействии каменных обвалов, уничтожающих ельники, неспособные при этом восстанавливаться.

Проблема смен и эволюции растительности всегда находилась в центре внимания П. Д. Впервые он задумался над ней еще будучи студентом, когда работая в закавказской пустыне на Большом Мильском солончаке, он проследил стадии зарастания грунта — от мокрого солончака с зарослями сарсазана до полынной и карганной семиассоциаций на пустынном сероземе.

Накопленный геоботанический материал П. Д. всегда обобщал и интерпретировал с точки зрения взаимодействия и динамики как отдельных сообществ, так и разнообразных смен, наблюдаемых им в растительности горных поясов и географических зон. Во всех своих капитальных работах П. Д. с большей или меньшей степенью детализации останавливался на рассмотрении смен растительности и их причинах. Таковы монографии о сменах растительного покрова Закавказья и Закарпатья (последняя в соавторстве с В. А. Грабарем), в которых показана стройная картина динамики всех поясов растительности от пустынь Восточного Закавказья и лесостепи Притиссенской низменности до высокогорных альпийских ковров. Вторая книга заканчивается подробным анализом динамики растительности Карпат и Кавказа, происходящей в связи с вековыми изменениями климата.

Вопрос о сущности динамических процессов, лежащих в основе постоянных изменений фитоценозов и растительного покрова в целом, всегда интересовал П. Д. В своих работах он часто возвращался к нему, внося изменения в опубликованные ранее другими авторами классификации смен растительности. Так, вместо недостаточно определенного термина «сукцессия» он предложил новый термин «частные смены», под которым понимал смены определенных фитоценозов в отличие от «общих смен», претерпеваемых каждой растительной зоной или крупной областью, представленных значительным числом фитоценозов.

Придавая особо важное значение воздействию деятельности человека на растительность и окружающую среду, П. Д. разделил частные смены на природные и антропогенные. Приняв выделенную В. Н. Сукачевым особую категорию гологенетических смен, П. Д. изменил свою ранее разработанную классификацию частных смен, в которую ввел новые понятия о последовательных и внезапных сменах, как природных, так и антропогенных. В каждой смене П. Д. различал ряд стадий, подразделяя их на кратковременные и узловые (длительные). Последние являются элементами прерывистости во времени и пространстве в общем непрерывном становлении растительности. В целом же «все эти изменения представляют не что иное, как различные стороны единого общего процесса развития

растительного покрова» («Основы учения о растительном покрове», 1953, с. 123; «Геоботаника», 1961, с. 195).

Одним из основных направлений исследований П. Д. было изучение горизонтального сложения растительности. Он начал эти работы по совету А. А. Гроссгейма в те годы, когда о горизонтальном расчленении ассоциаций имелись лишь беглые указания Б. А. Келлера, В. Н. Сукачева, А. П. Шенникова, Л. Г. Раменского и А. А. Гроссгейма. В результате наблюдений, проведенных в 1929—1930 гг. в ассоциациях разнотравного субальпийского луга, и особенно в осоково-манжетковой ассоциации в высокогорьях Нухинского и Кубинского районов Азербайджанской ССР, П. Д. установил, что они четко в зависимости от морфологии микрорельефа расчленяются в горизонтальном направлении на микрогруппировки. Позднее в течение всей своей жизни П. Д. продолжал изучать горизонтальное расчленение ассоциаций в разных типах растительности, как в горах, так и на равнине. Он установил, что причины, вызывающие мозаичность покрова, разнообразны: микрорельеф, неравномерная освещенность нижних ярусов в лесных сообществах, неодинаковое размещение в почве корневых систем доминирующих видов, конкурентные отношения между видами и т. п. П. Д. отличал микрофитоценозы от других элементов расчленения сообществ — синузий, ценоэлементов, парцелл, подчеркивая, что в каждом микрофитоценозе обязательно представлена хотя бы небольшая часть всего сообщества с включением элементов всех его ярусов. Он писал также о резком различии между мозаичностью и комплексностью растительности, поскольку мозаичность выражает горизонтальную расчлененность покрова внутри одного сообщества, тогда как комплексность — чередование в покрове участков или пятен разных сообществ.

В зависимости от выработанности фитоценоза микрогруппировки в нем могут быть то более, то менее устойчивыми. В первом случае в их сочетаниях внутри фитоценоза наблюдается контурность, создающая хорошо выраженную мозаику, во втором отмечена «скрытая» мозаичность. Изучение микрофитоценозов очень важно для познания закономерностей развития растительного покрова каждого данного участка или района, так как способствует выяснению прошлого в истории сообществ и предвидению их возможного будущего, что имеет значение при разработке мероприятий в лесоводстве и луговодстве.

Микрогруппировки (микрофитоценозы), по мнению П. Д., являются составными частями любого сообщества (мезофитоценоза), которое вместе с соседними сообществами входит в состав более крупной единицы — макрогруппировки. Различие между этими классификационными единицами не только количественное, но и качественное. Соответственно в растительном покрове любой определенной территории всегда представлены макроассоциации, состоящие из ассоциаций, подразделяющихся на микроассоциации. В отличие от формаций и субассоциаций это единицы не таксономии, а топографии фитоценозов, основная же фитоценотическая единица — ассоциация — находит свое центральное место и в том, и в другом классификационных рядах.

В последние годы П. Д. обращал особое внимание на выяснение взаимосвязей между мозаичностью сообществ и ценопопуляциями, используя для этого математические методы.

Работая в основном как геоботаник, П. Д. уделял много внимания флористическим и даже систематическим исследованиям. Как соавтор он участвовал в написании определителей растений Апшерона, Закарпатья, сорных растений западных областей Украины. В связи с поисками новых витаминосодержащих растений он занялся систематикой рода *Rosa* и описал два новых вида шиповника из Азербайджана и Армении.

Необходимо отметить, что П. Д. всегда живо откликался на запросы практики. Так, во время своего пребывания на Кавказе он провел геоботанические исследования в зоне субтропиков в районах культуры чая, в результате которых выявил закономерные связи почв и климата с растительностью, что дало возможность использовать последнюю как индикатор

почвенно-климатических условий влажных субтропиков и разработать меры борьбы с сорными растениями на чайных плантациях. Исследования луговой растительности, особенно на Дальнем Востоке, завершились разработкой ряда мероприятий по улучшению травостоев сенокосных и пастбищных лугов. Попутно с основными исследованиями П. Д. занимался интродукцией дикорастущих декоративных растений, в том числе древесных пород и почвопокровных видов, для озеленения населенных мест.

Для П. Д. как исследователя характерно то, что работы, чисто практического назначения приводили его к существенным теоретическим обобщениям, и наоборот, в результате теоретических исследований он приходил к выводам практического плана.

Перу П. Д. принадлежат крупные монографии и многочисленные статьи, но самой значительной его работой, принесшей ему широкую известность, была монография «Геоботаника» (1961), в которой на фоне анализа мировой литературы он изложил главнейшие итоги своих собственных исследований и теоретических построений. «Геоботаника» П. Д. Ярошенко — одно из лучших и полных изложений большинства аспектов этой сложнейшей науки.

Некоторые книги П. Д. были переведены на чешский, китайский («Основы учения о растительном покрове») и румынский («Геоботаника») языки и изданы в Праге, Пекине и Бухаресте. Отдельные работы издавались на языках республик Советского Союза — украинском, армянском и азербайджанском.

П. Д. был исключительно талантливым педагогом. Руководя кафедрами ботаники в университетах и педагогических вузах, он не мог пройти мимо большой проблемы улучшения качества учебников и пособий для преподавания ботанических дисциплин. Увлекательно написана книга «Занимательная геоботаника» (в соавторстве с А. X. Кушховым), интересна и доступна для студентов книга «Геоботаника» — краткое изложение основ этой науки; «Теоретические вопросы в курсах ботаники для высшей школы» — ценное пособие не только для студентов, но и для преподавателей. К этому же циклу научно-популярных работ относятся путеводители по окрестностям Кировакана и по Владимирской обл. Нельзя не упомянуть и о книге «Общая биогеография», написанной П. Д. на основании прочитанного им курса лекций во Владимирском государственном педагогическом институте, которую следует рекомендовать как учебник.

Имя П. Д. Ярошенко хорошо известно научной общественности СССР и зарубежных стран. Это несомненно крупная фигура в ботанической науке. Можно не соглашаться с отдельными его гипотезами, можно полемизировать с ним, но нельзя не признать его таланта, его исследовательской одаренности и глубины его творческой мысли.

Мне довелось встретиться с П. Д. на студенческой скамье, когда он, девятнадцатилетний юноша, был назначен руководителем нашей экспедиции по геоботаническому обследованию хлопкосеющих районов Муганской полупустыни. В то время мы, интересующиеся ботаникой студенты, объединились вокруг нашего незабвенного учителя А. А. Гроссгейма, образовав научно-студенческий кружок геоботаников и флористов, называвшийся «Botanicetum».[2] П. Д. был одним из активнейших его членов. «Botanicetum» существует и поныне, выдержав полувековое испытание временем, хотя здравствующие члены его трудятся в настоящее время в разных частях нашей родины.

Светлый образ П. Д. Ярошенко как человека и ученого дорог каждому, кто встречался или работал с ним.

---

[2] В составе кружка были П. Д. Ярошенко, А. А. Колаковский, Л. И. Прилипко, А. Г. Долуханов, С. Ф. Закарян, А. А. Ахвердов, И. Н. Бейдеман, Т. С. Гейдеман, М. Ф. Сахокиа, И. И. Тумаджанов.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ П. Д. ЯРОШЕНКО[3]

1929. Очерк растительности летних пастбищ Нухинского уезда. Тр. по геоботанич. обслед. пастбищ ССР Азербайджана. Сер. В. Летние пастбища, вып. 1. Баку, Изд. Наркомзема ССР Азербайджана. (Совместно с А. А. Гроссгеймом).

1930. Очерк растительности летних пастбищ Закатальского округа. Тр. по геоботанич. обслед. пастбищ ССР Азербайджана. Сер. В. Летние пастбища, вып. 4. Баку, Изд. Наркомзема ССР Азербайджана.

1931. Как использовать пастбища Азербайджана, чтобы они улучшались. Тр. по геоботанич. обслед. пастбищ ССР Азербайджана. Сер. D, вып. 2. Баку, Изд. Наркомзема ССР Азербайджана.

Краткий очерк растительности пастбищ Азербайджанской ССР. (На азерб. яз.). Баку, Азерб. гос. изд.

Определитель растений Апшерона. Баку, Азерб. гос. изд. (Соавтор в коллективном труде).

Результаты изучения микрогруппировок некоторых ассоциаций на летних пастбищах Азербайджана. Тр. по геоботанич. обслед. пастбищ ССР Азербайджана. Сер. С, вып. 3. Баку, Изд. Наркомзема ССР Азербайджана.

1932. К генезису растительности грязевых вулканов в юго-восточной Ширвани. Баку, Изд. АзГНИИ.

Советский каучук — стране Советов. (На азерб. яз.). Баку, Азерб. гос. изд.

1933. Борьба с сорняками на чайных плантациях. Тифлис, Гос. изд. Грузии.

1934. Дикорастущие почвопокровные растения. Сов. субтропики, № 4.

Микро- и макроструктура растительного покрова. Тр. Азерб. отд. ЗФ АН СССР. Сектор ботаники, вып. 5. Баку.

1935. К опытам внедрения чайной культуры в Кахетии и Белокано-Закатальском районе. Тр. Всес. н.-и. инст. чайн. хоз., № 4/5. Тбилиси.

Сорные растения влажных субтропиков СССР и меры борьбы с ними. Тбилиси, Изд. Всес. н.-и. инст. субтроп. культур. (Соавтор в коллективном труде).

1936. Чай и его культура в Азербайджане. Баку, Азерб. гос. изд. (Совместно с А. Д. Рижинашвили).

1937. О некоторых новых понятиях в фитоценологии. Сов. бот., т. 5, № 1.

О составлении экологических монографий флоры СССР. Сов. бот., т. 5, № 2.

1938. Геоботанический очерк лесов ущелья р. Чхалты. Тр. Тбилис. бот. инст., т. 5. Тбилиси. (Совместно с А. Г. Долухановым).

Путеводитель ботанических экскурсий в ближайшие окрестности Кировакана. Ереван, Изд. Бот. общ. АрмССР.

Развитие альпийского ковра в условиях средней горной зоны. Сов. бот., т. 6, № 1.

1939. Восточная граница влажных субтропиков в Грузии. Геоботаническое районирование Имеретии. Изв. Гос. геогр. общ., № 4.

Декоративные дикорастущие растения Северной Армении. Бюл. Ереван. бот. сада, № 2.

К сравнительному изучению подроста древесных пород в Ереване и Кировакане. Бюл. Ереван. бот. сада, № 1. (Совместно с Е. С. Казарян).

Растительность как индикатор почвенно-климатических условий влажных субтропиков. Тр. молодых ученых АрмФАН СССР. Ереван.

1940. К истории высокогорной растительности Кавказа. Изв. АрмФАН СССР, № 4—5.

Мегринская экспедиция. Бюл. Ереван. бот. сада, № 2.

Опыты культуры некоторых хвойных пород в Северной Армении. Бюл. Ереван. бот. сада, № 3.

1941. К методике выращивания некоторых хвойных в Северной Армении. Бюл. Бот. сада Ереван. бот. инст., № 3.

О причинах безлесия Южной Армении. Изв. АрмФАН СССР, № 2.

Об организации гербария культурной флоры в Армении. Бюл. Бот. сада Ереван. бот. инст., № 3.

Субтропический Мегри. Ботанико-агрономический очерк Мегринского района и в особенности его субтропической зоны. Ереван. Изд. АрмФАН СССР.

1942. О сменах растительности в лесной области Закавказья. Изв. АрмФАН СССР, № 7.

О таксономии растительного покрова в условиях пестрой мозаики горных стран. Бот. журн., т. 27, № 1—2.

Опыт классификации травянистой высокогорной растительности Кавказа. Изв. АрмФАН СССР, № 1/2.

1943. К систематике шиповников секции *Canina* L. в связи с содержанием в них витамина С. Изв. АрмФАН СССР, № 4.

1945. К истории и систематике секции *Canina* L. в роде *Rosa*. Изв. АрмФАН СССР, № 3.

Новый вид розы из Азербайджана. ДАН АрмССР, т. 2, № 2.

Новый вид розы из Армении. ДАН АрмССР, т. 2, № 4.

1946. Краткий определитель растений Закарпатья. Тр. Ужгород. гос. унив., вып. 1.

---

[3] Список работ П. Д. Ярошенко составили Т. С. Гейдеман и А. Т. Рахманина.

О взаимоотношениях лесной и травянистой высокогорной растительности Кавказа. Изв. АН АрмССР, № 3.

О взаимоотношениях лугов и некоторых других фитоценозов в высокогорьях Кавказа. Изв. АН АрмССР, № 1.

О сменах растительного покрова. Бот. журн., т. 31, № 5.

О характере возобновления буковых лесов Кавказа и Карпат. ДАН АрмССР, т. 5, № 4.

Очерк растительности Горисского района. Тр. АН АрмССР, т. 4.

Очерк растительности Закарпатской области. (На укр. яз.). Тр. Ужгород. гос. унив., вып. 1.

Шиповник — богатый источник витамина С. (На укр. яз,). Ереван. Изд. АН АрмССР.

1947. Короткий визначник рослин Закарпаття. Ужгород. Изд. УжДУ.

Нариси рослинності Закарпатськоі області. Ужгород. Изд. УжДУ.

Новые розы из Армении. ДАН АрмССР, т. 6, вып. 1.

О корреляции между содержанием витаминов и характером чашелистиков у шиповников. Сов. бот., т. 15, № 5.

О филогении лютиков в связи с эволюцией фитоценозов. Изв. АН АрмССР, № 6.

1948. К характеристике весеннего аспекта субальпийских высокотравий. ДАН АрмССР, т. 8, вып. 4.

О природной динамике верхней границы леса в Карпатах. ДАН СССР, нов. сер., т. 78, вып. 1.

1949. О ранневесеннем аспекте субальпийских высокотравий. ДАН АрмССР, т. 9, вып. 3.

Очередные задачи геоботаники в свете мичуринского учения. Учен. зап. Львов. гос. унив., сер. бот., т. 16, вып. 5.

1950. Основы учения о растительном покрове. М. Географгиз.

Очерк растительности Сисианского района. Тр. бот. инст. АН АрмССР, т. 8. Ереван.

1951. Выступление на совещании по лесной типологии. Тр. совещ. по лесной типологии. М.

Значение весового анализа подстилки для характеристики лесных ценозов. ДАН СССР, нов. сер., т. 81, вып. 1. (Совместно с Е. Н. Дженюк).

К вопросу о переделке природы в полосе верхней границы Карпат. Тез. докл. Делегат. съезда ВБО, вып. 1. М.—Л.

О природной динамике верхней границы леса в Карпатах. ДАН СССР, нов. сер., т. 78, вып. 1.

О флористическом составе карпатских сосновых криволесий в связи с их историей. ДАН СССР, нов. сер., т. 81, вып. 5.

1952. Об улучшении пастбищ в зоне южноукраинского канала. Доповіді та повідомления Львів. державн. унив., вып. 3, ч. 2. (Совместно с М. А. Бухало).

О смещении поясов растительности в Карпатах. Бюл. науч. конфер. Черновиц. гос. унив. Тез. докл.

1953. Основы учения о растительном покрове. Изд. 2-е перераб. и доп. М., Географгиз.

Про работу кафедри морфологіï ï систематики вищих рослин Львівського державн. унив. імені І. Франко. Укр. бот. журн., т. 10, № 1.

1954. Бур'яни західних областей УРСР: заходи боротьби з ними. Львів—Харків. Изд. Харьк. унив. (Совместно с Е. Г. Иваницким).

1955. Вопросы улучшения естественных сенокосов и пастбищ Дальнего Востока. В кн.: Вопросы развития сельского хозяйства Приамурья. Благовещенск.

О сходстве разнотравно-арундинелловых сообществ Приханхайской равнины с некоторыми типами прерий. Сообщ. ДВФ АН СССР, вып. 8.

Základy geobotaniky. Praha. Státni nakl. techn. lit-ry (Перевод второго издания книги «Основы учения о растительном покрове». М.).

1956. К вопросу о генезисе растительности и почв Приханхайской равнины. В кн.: Вопросы сельского и лесного хозяйства Дальнего Востока, вып. 1.

Смены растительного покрова Закавказья в их связи с почвенно-климатическими изменениями и деятельностью человека. М.—Л., Изд. АН СССР.

Улучшение сенокосов и пастбищ Приморского края. Владивосток.

1957. К вопросу о классификации лугов. Тез. докл. Делегат. съезда ВБО (9—15 мая 1957 г.). IV. Л.

Несколько замечаний к рецензии Г. И. Дохман о книге П. Д. Ярошенко «Основы учения о растительном покрове», 2-е изд. М. Географгиз. Бюл. МОИП, отд. биол. т. 62, вып. 1.

О содержании каротина в луговых травах Дальнего Востока. Сообщ ДВФ АН СССР, вып. 6. (Совместно с Г. Г. Елкиной).

1958. К вопросу о генезисе растительности Зейско-Бурейской равнины. В кн.: Вопросы сельского и лесного хозяйства Дальнего Востока, вып. 2.

К изучению горизонтального расчленения растительного покрова. Бот. журн., т. 53, № 3.

Классификация сенокосов и пастбищ Приморского края. Тез. докл. на сессии Совета ДВФ АН СССР по итогам научных исследований за 1957 г. Владивосток.

Лесостепь Советского Дальнего Востока и прилегающих районов северо-восточного Китая. В кн.: Вопросы сельского и лесного хозяйства Дальнего Востока, вып. 2.

О содержании каротина в некоторых растениях Приморья и Приамурья в связи с условиями произрастания и фазами развития. Сообщ. ДВФ АН СССР, вып. 9. (Совместно с Г. Г. Елкиной).

1959. Агроуказания по улучшению и правильному использованию сенокосов и пастбищ Приморского края. Владивосток. (Совместно с С. Г. Клименко и А. Ф. Скрипченко).

Опыты по выращиванию дикорастущих кормовых бобовых в условиях Львова. Бот. журн., т. 44, № 5. (Совместно с Б. И. Шишовой).

1960. Бамбуковые заросли южных Курильских островов. В кн.: Материалы по природным ресурсам Камчатки и Курильских островов. Магадан.

Горизонтальное расчленение растительных сообществ. Вопр. бот., вып. 3.

Луга нижнего Амура. Тез. докл. науч. сессии ДВФ АН СССР.

Материалы к геоботанической характеристике лесной растительности южных Курильских островов. В кн.: Материалы по природным ресурсам Камчатки и Курильских островов. Магадан.

О вековых смещениях природных зон и поясов по ботаническим данным. Комаровские чтения ДВФ АН СССР, вып. 8.

О некоторых перспективах развития сельского хозяйства на островах Кунашир и Итуруп. В кн.: Материалы по природным ресурсам Камчатки и Курильских островов. Магадан.

О смещении поясов растительности в горных районах Советского Союза. Вопр. бот., вып. 3.

Основы учения о растительном покрове. (На китайск. яз. Пекин). (Перевод с русского издания, М., 1953).

О химизме сенокосных и пастбищных трав Приморья. Сообщ. ДВФ АН СССР, вып. 13.

Смены растительного покрова Закарпатья и их связи с почвенно-климатическими изменениями и деятельностью человека. Тез. конф. по флоре и фауне Карпат. Изд. АН УССР. (Совместно с В. А. Грабарем).

1961. Геоботаника. Основные понятия, направления и методы. М.—Л., Изд. АН СССР.

К вопросу о выделении в зоне хвойно-широколиственных лесов особой Верхнеамурской провинции. В кн.: Вопросы сельского и лесного хозяйства Дальнего Востока, вып. 3.

Луга Магаданской области. Тез. докл. науч. конф. ДВФ АН СССР. Владивосток.

Луга Магаданской области и меры их улучшения. В кн.: Академия наук СССР. Дальневосточный филиал имени В. Л. Комарова. Тез. докл. Владивосток.

О взаимоотношениях подсеянных трав с дикорастущими на лугах Лефинского стационара в Приморском крае. Бот. журн., т. 46, № 10.

О классификации степей. Тр. Инст. биологии УФ АН СССР, вып. 27.

1962. Задачи исследования растительности Северного Кавказа. Тез. докл. I конф. по флоре и растительным ресурсам Северного Кавказа.

Сенокосы и пастбища Приморского края. Геоботаническая и хозяйственная характеристика. М., Изд. АН СССР.

Geobotanica. (На румынск. яз., перевод с русского издания, 1961 г.). Бухарест.

1963. Микрофитоценозы некоторых сообществ хвойно-широколиственных лесов Приморья. Комаровские чтения ДВФ АН СССР, вып. 11.

1965. О геоботанической классификации горных пастбищ и сенокосов Кавказа. В кн.: Проблемы современной ботаники, т. I.

1966. Значение работ Л. Г. Раменского для изучения микрофитоценозов. Тр. МОИП, т. 27.

О географических закономерностях динамики верхней лесной границы в горах Советского Союза. Бюл. МОИП, отд. биол., т. 71, вып. 1.

Об определении веса травостоя без взвешивания. Бюл. МОИП, отд. биол., т. 71, вып. 4.

Пастбища и сенокосы ущелий Тызыл и Гунделен в Кабардино-Балкарской АССР. Каб.-Балк. книж. изд. (Совместно с А. Х. Кушховым).

1967. К методике определения веса травостоев по высоте основной массы и проективному покрытию. Бюл. МОИП, отд. биол., т. 72, вып. 4.

1968. Характер мозаичности растительных сообществ как показатель их смен. В кн.: Материалы по динамике растительного покрова. Владимир, Изд. Владимир. гос. пед. инст.

1969. Геоботаника. Пособие для студентов педагогических вузов. М., «Просвещение».

К методике определения дискретности и континуума растительного покрова. Матер. II Всес. совещ. по количественным методам анализа растительности. Тарту.

Об остепненных лугах Владимирского Ополья. Бюл. МОИП, отд. биол., т. 75, № 4.

Обзор главнейших работ по флоре и растительности Владимирской области. Учен. зап. Рязанск. пед. инст., т. 49.

Смены растительного покрова Закарпатья. Л., «Наука». Совместно с В. А. Грабарем.

Теоретические вопросы в курсах ботаники для высшей школы. Пособие для студентов и аспирантов. Владимир, Изд. Владимир. гос. пед. инст.

1970. Некоторые вопросы теории детерминантов в связи с мозаичностью растительных сообществ. В кн.: Мозаичность растительных сообществ и их динамика. Владимир, Изд. Владимир. гос. пед. инст.

Некоторые итоги пятилетних исследований мозаичности растительных сообществ. Из работ кафедры ботаники Владимирского гос. пед. инст. В кн.: Мозаичность растительных сообществ и их динамика. Владимир, Изд. Владимир. гос. пед. инст.

1971. Обзор работ советских исследователей по мозаичности растительных сообществ. Учен. зап. Владимир. гос. пед. инст., сер. «Ботаника», вып. 2.

Опыт выявления микрофитоценозов в скрыто-мозаичном сообществе. Матер. III Всес. совещ. по количественным методам анализа растительности. Рига.

Путеводитель ботанических экскурсий по Владимирской области. Пособие для учителей и студентов. Владимир, Владимир. гос. пед. инст. (Соавтор в коллективном труде).

Список растений, собранных и учтенных в ущельях рек Тызыл и Гунделен. Сообщ. Каб.-Балк. отд. ВБО, вып. 1. (Совместно с А. Х. Кушховым).

1972. Занимательная геоботаника. Очерки для начинающих геоботаников. Нальчик, «Эльбрус». (Совместно с А. Х. Кушховым).

1973. Лекции по биогеографии. Введение в общую биогеографию. Владимир, Изд. Владимир. гос. пед. инст.

О динамическом аспекте в лесной типологии. В кн.: Второе совещание по лесной типологии. Красноярск. (Совместно с П. А. Серегиным).

1974. К типологии комплексов растительных ассоциаций. Бюл. МОИП, отд. биол., т. 79, вып. 4.

Микрофитоценозы (микрогруппировки) в работах зарубежных исследователей. Экология, № 5.

Ценопопуляции и микрофитоценозы в луговых сообществах. Бюл. МОИП, отд. биол., т. 80, вып. 5.

1975. Общая биогеография. М. «Мысль».

Т. С. Гейдеман.

Кишинев.

Получено 6 V 1979.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 582

Burde H. M. Auxilium ad botanicorum graphicem. Conservatoire et Jardin botaniques. Genève, 1979. 21+[566]+24 pp. (**Бурде X. M.** Пособие к графике ботаников. Изд. Бот. хранилища и сада. Женева, 1979)

S. Y. LIPSCHITZ. *H. M. BURDE.* A MANUEL ON THE GRAPHICS IN BOTANY. 1979

Все ботаники (особенно систематики и флористы), работающие с гербарными материалами, постоянно сталкиваются с трудностями освоения (разбора) этикетажа последних. Гербарные этикетки, составленные ботаниками, ныне умершими, большей частью рукописные, приложенные к засушенным растениям, нередко крайне трудны для расшифровки по ряду причин. Назовем из них некоторые главнейшие: отсутствие на этикетке фамилии коллектора растений или систематика, определившего данный объект; неизвестный или нечеткий почерк, которым написана этикетка; изменение почерка в зависимости от возраста писавшего; сложность текста этикетки, объясняемая тем, что он писался не одним, а несколькими лицами; сомнение в принадлежности оригинала текста этикетки самому ботанику, а не техническому сотруднику, дублировавшему ее.

Рецензируемая книга представляет собрание образцов 240 почерков уже умерших ботаников и известных коллекторов растений, фототипически воспроизведенных в размере оригиналов. Ранее они воспроизводились частями на страницах журнала «Candollea» с 1972 по 1979 г. При этом составитель книги стремился воспроизвести не одиночные автографы данного лица, а серию, приуроченную к разным периодам их написания и характера (гербарные этикетки в целом, письменные заметки, подписи, фрагменты писем на разных языках и т. п.). Все это позволяет судить об изменчивости почерка данного лица и помогает в идентификации или определении графического наследия неизвестного ботаника или коллектора. Воспроизведенные автографы базируются на следующих источниках: 1) картотеке, собранной A. P. De Candolle и A. L. P. P. De Candolle; 2) ботанической корреспонденции этих ученых; 3) письмах и автографах, поступивших в архивы Boissier и Barbey; 4) собрании автографов Cesati; 5) коллекции разнообразных автографических документов и авторских надписях на книжных подарках библиотеке Ботанического хранилища в Женеве; 6) этикетках гербариев, хранящихся в Женеве. Автографы в книге расположены в порядке латинского алфавита фамилий авторов. Они сопровождаются сведениями о датах их рождения и смерти, а также месте нахождения их гербарных коллекций (в соответствии с «Index Herbariorum») и сжатыми биографическими информациями.

Книге предпослано предисловие F. A. Stafleu. Она включает следующие главы: 1) Введение; 2) Характер графики и опознавание писавших (с подглавами: Воздействие времени, Образцы почерков, Перья и бумага); 3) Практика распознавания почерков (с разделами: Впечатление от целого; Интервалы бумаги и их охваты; Подъемы и спуски букв; Наклоны букв; Их размеры; Непрерывность и быстрота написания; Буквы; Оригинальные детали); 4) Автографы ботаников от A до Z; 5) Исправления и дополнения; 6) Библиография.

Как положительное явление необходимо отметить, что фамилии наших отечественных ученых наряду с их латинским транскрибированием приводятся также и по-русски. Кроме того, широко использована русская и советская литература, относящаяся к истории ботаники, и персоналия, правда, нередко неточно цитируемая.

Рецензируемая работа представляет весьма важный и необходимый справочник для всех систематиков и флористов. Этот справочник, несмотря на неполноту (например, странным образом в книге пропущены образцы автографов Альбова, Буассье, Комарова, Липского, Рупрехта и других, гербарные сборы которых несомненно наличествуют в Женеве), безусловно значительно облегчит труд специалистов.

С. Ю. Липшиц.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 24 IX 1979.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9

Об обработке рода *Betula* в книге «Ареалы деревьев и кустарников СССР», т. 1 (Л., «Наука», 1977)

V. N. VASSILYEV. (*A REVIEW*). ON THE TREATMENT OF THE GENUS *BETULA* IN THE BOOK «HABITATS OF THE TREES AND SHRUBS OF THE U. S. S. R.» VOL. 1. 1977

Недавно вышла в свет книга «Ареалы деревьев и кустарников СССР» (т. 1) под редакцией В. И. Грубова, А. А. Корчагина, Ф. С. Пилипенко. Книга написана коллективом авторов — С. Я. Соколовым, О. А. Связевой, В. А. Кубли. В ее подготовке принимали участие А. К. Скворцов, И. А. Грудзинская и Г. Н. Огуреева. К книге приложены 91 карта; на них нанесены или штриховым или точечным способом ареалы почти 300 видов древесных, кустарниковых пород и лиан. Приводятся фитоценотическая и биоэкологическая характеристики этих видов. В аннотации указывается, что издание (которое предполагается выпустить в трех томах) рассчитано на специалистов — ботаников, дендрологов, работников зеленого строительства, лесоводов. В принципе надо было бы приветствовать подобное издание, которое могло бы стать хорошим пособием и настольной книгой для специалистов указанных отраслей науки и народного хозяйства, но, к сожалению, эта книга не оправдывает возлагаемых на нее надежд, во всяком случае мы можем констатировать это в отношении одного из ее разделов — наиболее знакомого нам рода *Betula* L.

При обработке этого рода авторы допустили ряд ошибок, сильно снижающих научную ценность труда. В качестве первого примера возьмем обработку *Betula fruticosa* Pall. Описание и контурный ареал этого вида приведены А. К. Скворцовым, а Г. Н. Огуреева и О. А. Связева составили точечный ареал. Согласно трактовке авторов, ареал этого вида простирается от западных границ СССР почти до Тихого океана, но так как в качестве синонима *B. fruticosa* они рассматривают *B. humilis* Schrank, то ареал вида доходит почти до Атлантического океана. Здесь авторы допускают крупную ошибку, поскольку объединяют два вида, резко отличающихся один от другого: *B. fruticosa* приурочена к берегам рек и ручьев, даже к руслам небольших ручейков, т. е. к избыточно увлажненным территориям; куст этой березы в высоту достигает 3—4 м, имеет в профиле почти эллиптическую форму с вверх направленными ветвями и веточками, брактеи с резко вверх направленными боковыми лопастями, тогда как *B. humilis* произрастает на моховых и осоковых болотах, на сыроватых лугах; высота куста 1—2.5 м, ветви ее широко распростерты; брактеи

с широко отклоненными в стороны боковыми лопастями. По-видимому, авторы обработки рода *Betula* в «Ареалах. . .» поставили своей целью до предела сократить число видов березы. Их не устраивали, например, те 40 видов, которые О. И. Кузенева включила во «Флору СССР» (т. 5); они низвели это число до 18, объединив произвольно близкие виды, а иногда и не очень близкие, игнорируя важные экологические и морфологические различия. Вызывает удивление, что Г. Н. Огуреева, опубликовавшая такую интересную работу, как «К географии кустарниковых берез Дальнего Востока» (1966), в которой она рассматривает ряд видов березы, отсутствующих в «Ареалах. . .», так легко могла согласиться на отнесение в синонимы видов, морфологические описания и ареалы которых приводятся в ее работе.

Другой вид *B. gmelinii* Bunge; почему-то авторы предпочитают именно это, а не приоритетное название *B. fusca* Pall. ex Georgi, которое было восстановлено Е. Г. Бобровым в 1960 г. Кстати отметим, что Огуреева в упомянутой работе приводит этот вид под правильным, приоритетным названием.

Далее следует сказать о виде *B. medwedewii* Regel. К нему в качестве синонима отнесена *B. megrelica* Sosn., о которой Д. И. Сосновский писал (1933, с. 44), что она «отличается от медведевской березы более мелкими иной формы листьями, коричнево-бурыми листовыми железками, иной формой чешуй женских сережек, а также формой крылаток и их величиной (всегда ли? — *В. В.*). Произрастает в Мингрелии на горах Мигария, Чокаши и Джвари (200 м), Чита-цкали (1200—1400 м) в субальпийской лесной полосе». Оба вида обитают у верхней границы леса, но *B. medwedewii* — значительно севернее, чем *B. megrelica*, а именно: по Мало-Аджарскому и Аджаро-Гурийскому хребтам. Ареалы этих берез, по-видимому, не соприкасаются. Из сказанного видно, что *B. medwedewii* и *B. megrelica* — это два разных вида.

Из среднеазиатских, казахстанских и алтайских видов березы в «Ареалах. . .» признается только *B. microphylla* Bunge. Остальные виды (*B. kirghisorum* Sav.-Rycz., *B. tianschanica* Rupr., *B. saposhnikovii* Sukacz., *B. korshinskyi* Litv., *B. turkestanica* Litv., *B. pamirica* Litv., *B. alajica* Litv., *B. schugnanica* (B. Fedtsch.) Litv., *B. procurva* Litv., *B. kelleriana* Sukacz., *B. rezniczenkoana* (Litv.) Schischk., *B. alatavica* Muscheg., *B. crassijula* Muscheg., *B. jarmolenkoana* Golosk.) отнесены в число ее синонимов. При этом многие виды, например, вновь описанные П. Н. Овчинниковым и другими авторами во «Флоре Таджикской ССР» (1968), а также опубликованные ранее и включенные в нее, по большей части даже не упомянуты и не фигурируют в синонимике. Не ясно, чем объяснить подобное решение авторов.

Далее авторы называют *B. middendorffii* Trautv. et Mey., в то время как *B. divaricata* Ledeb. (1841), распространенная в областях, прилегающих к Байкалу, и севернее, являющаяся географически викарным видом по отношению к *B. middendorffii*, и *B. pseudomiddendorffii* V. Vassil. (1958), распространенная в Саяне, совсем не упоминаются. Все три вида морфологически близки, тем не менее они хорошо отличаются друг от друга и к тому же имеют раздельные ареалы.

Не совсем правильно с точки зрения таксономии поступили авторы с *B. nana* L. и *B. exilis* Sukacz. На с. 93 авторы пишут: («*B. nana* L. s. ampl.», на той же странице ниже — «*B. nana* L. s. str.», а на стр. 94: «*B. exilis* Sukacz.», тогда как правильным является обозначение *B. nana* ssp. *exilis* (Sukacz.) Hult. С политипической точки зрения последнее обозначение было бы последовательно и правильно. О *B. tundrarum* Perf., близкой к *B. nana*, совершенно не упоминается, как и о *B. perfiljevii* V. Vassil., они не помещены даже в списки синонимов. Это может свидетельствовать о некомпетентности авторов или невнимательном отношении к литературным данным.

Вызывает определенное недоумение также «обработка» *B. pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. (=*B. alba* L. s. str.). В качестве синонимов к пер-

вому из них отнесены следующие виды: *B. japonica* Siebold, *B. tauschii* (Regel) Koidz., *B. platyphylla* Sukacz., *B. mandshurica* (Regel) Nakai, *B. ajanensis* Kom., *B. cajanderi* Sukacz., *B. montana* V. Vassil., *B. krylovii* G. Kryl., *B. borysthenica* Klok. В этом перечне по неизвестным причинам отсутствует ряд видов, например *B. oycoviensis* Bess., *B. platyphylloides* V. Vassil., *B. kamtschatica* (Regel) Janss., *B. hippolyti* Sukacz. и некоторые др. Кстати, следует отметить, что вида под названием *B. japonica* Siebold нет, а имеется *B. tauschii* (Regel) Koidz.[1]

В качестве синонимов к *B. pubescens* Ehrh. (=*B. alba* L. s. str.) отнесены виды *B. tortuosa* Ledeb., *B. irkutensis* Sukacz., *B. baicalensis* Sukacz., *B. kusmisscheffii* (Regel) Sukacz., *B. coriacea* Gunnarss., *B. concinna* Gunnarss, *B. callosa* Notö, *B. subarctica* Orlova и многие другие, даже не упомянутые здесь. Причины и цели такой обработки не ясны. Конечно, чем меньше видов, тем проще работать с ними. Однако нельзя одним махом перечеркнуть труды десятков ученых, посвятивших свои силы и знания изучению систематики столь важного в хозяйственном и в научном отношении рода, как *Betula* L.

Такого типа издание не может дать ничего ни науке, ни народному хозяйству. Это шаг назад, а не вперед.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев В. Н. (1968). Что такое *B. japonica* в смысле Зибольда? Нов. сист. высш. раст., 73. — Кузенева О. И. (1936). Род *Betula* L. Флора СССР, V. М.—Л. — Огуреева Г. Н. (1966). К географии кустарниковых берез Дальнего Востока. Вестн. МГУ, 6. — Сосновский Д. И. (1933). Реликтовые березы Кавказа. Тр. Тифл. бот. инст., 1. — Флора Таджикской ССР. (1968). Под ред. П. Н. Овчинникова. Л.

В. Н. Васильев.

Ленинград.

Получено 7 XII 1978.

УДК 019.941 : 002.01 (018)

А. И. Литвак. Люминесцентная макро- и микроскопия в исследованиях плодовых культур и винограда. Кишинев, «Штиинца», 1978, 111 с. Тираж 1545 экз. Цена 1 р. 20 к.

I. N. HOLUBINSKY, V. N. SAMORODOV, N. P. BERESENKO. *A. I. LITVAK.* LUMINISCENT MACRO- AND MICROSCOPY IN THE STUDIES OF FRUIT CULTURES AND VINE. 1978

Явление люминесценции известно давно, однако практическое ее использование в макро- и микроскопии биологических объектов пока не получило надлежащего распространения.

Рецензируемая книга А. И. Литвака посвящена применению методов люминесцентной микроскопии при изучении эмбриологических и анатомических явлений у плодовых культур и винограда, и в этом отношении она представляет большой интерес.

Ценным в книге А. И. Литвака является то, что в ней впервые собраны воедино сведения по применению люминесцентной микроскопии в эмбриологии растений, особенно при изучении опыления и прорастания пыльцы. В решении этих вопросов большую роль сыграли работы самого автора рецензируемой книги. Из приведенных материалов видно, какое большое значение имеет метод люминесцентной микроскопии в прикладных биологических исследованиях плодово-ягодных культур и винограда.

[1] В статье Васильева (1968) доказывается, что *B. japonica* Siebold есть ни что иное как *B. tauschii* (Regel) Koidz.

В книге подробно рассказано, в какой последовательности и как нужно проводить работу, что позволяет любому начинающему научному сотруднику, аспиранту или даже студенту самостоятельно применить порой кажущийся сложным метод люминесцентной микроскопии.

Автор посвятил описанию явления люминесценции, необходимой аппаратуры и принципов ее работы и использования небольшой раздел, предваряющий изложение основного материала. Это в значительной степени облегчает пользование книгой, выбор методики и аппаратуры для исследования и в конечном итоге успешное его выполнение. Этому же способствуют включенные в книгу краткие характеристики наиболее употребляемых флуорохромов, рецепты приготовления буферных смесей и сред для заключения препаратов, указания по ведению записей просмотра препаратов и по фотографированию последних. Помещенные в книге иллюстрации дают возможность исследователю, решившему применять люминесцентную микроскопию, значительно быстрее разобраться в наблюдаемых им люминесцентно-микроскопических картинах.

Подавляющее большинство исследователей применяют люминесцентный микроскоп или же обычный световой микроскоп с любым осветителем. Естественно, что при этом поле зрения сравнительно невелико. Автор рекомендует для анатомических и эмбриологических исследований пользоваться стереоскопическим микроскопом с осветителем ОИ-17 или ОИ-18. При незначительном увеличении удается хорошо рассмотреть в свете люминесценции крупные объекты, в частности срезы целых побегов, разрезы опыленных цветков, крупных завязей, семян, поверхности и разрезы плодов и т. д.

Предварительный просмотр в стереоскопическом микроскопе значительно облегчает рассмотрение объекта под большим увеличением; часто в последнем даже отпадает необходимость.

Представляет интерес предлагаемый автором способ просмотра места срастания привоя с подвоем при помощи стереоскопического микроскопа в люминесцентном свете непосредственно на санном микротоме (с. 24—25). Приведены фотографии, показывающие возможность быстрой смены бинокулярной насадки на микрофотонасадку.

Многие эмбриологи определяют жизнеспособность пыльцы и изучают спермиогенез, проращивая пыльцевые зерна на искусственных средах. Однако лишь немногие знают о возможности определения оплодотворяющей способности пыльцы путем флуорохромирования таких препаратов с последующим просмотром их в люминесцентном микроскопе. Пыльцевые трубки с завершенным спермиогенезом при этом хорошо выявляются.

Наиболее полно освещены вопросы, связанные с опылением, а они, как известно, всегда находятся в центре внимания любого селекционера — плодовода или винограданя. Дан также анализ теоретической части этих вопросов.

Написана книга ясным, хорошим языком, легко и с интересом читается. Книга снабжена тщательно подобранной библиографией. Насколько нам известно, данная работа является первой попыткой такого рода в цитоэмбриологической литературе.

Даже при внимательном чтении рецензируемой книги не легко найти в ней те или иные ошибки. Одну из допущенных автором неточностей мы обнаружили в описании методики проращивания пыльцы. Как указывает автор, нанесенную на предметное стекло агаровую среду с посеянной пыльцой после остывания разрезали лезвием безопасной бритвы «на три дольки, которые раздвигали *для лучшего доступа воздуха* к прорастающим пыльцевым зернам. В отличие от других авторов мы каждую трехдольную подушечку покрывали покровным стеклом и аккуратно запаивали со всех сторон смесью парафина с воском 1 : 1, так как и *без доступа воздуха пыльцевые трубки прекрасно растут и спермиогенез завершается на полностью запаянных подушечках среды*» (с. 51, курсив наш. — *Рец.*).

Здесь у автора явное противоречие. С одной стороны, он перед накрыванием покровным стеклом раздвигает «подушечки» среды «для лучшего

доступа воздуха», а с другой, утверждает, что «и без доступа воздуха пыльцевые трубки прекрасно растут». Наши многочисленные опыты показали неспособность пыльцевых зерен прорастать, а тем более нормально расти (не говоря уже о спермиогенезе), без доступа воздуха. В лучшем случае (при проращивании на агаре) часть пыльцевых зерен дает короткие трубки, да и то, по-видимому, потому, что какое-то количество воздуха попало к пыльце при посеве. В наших опытах при посеве на открытых воздуху каплях раствора сахарозы пыльцевые трубки винограда достигали 1000 нм в длину, а на средах с агаром — и того больше. В то же время при накрывании капли среды покровным стеклом даже без замазывания краев прорастали только единичные пыльцевые зерна, а трубки их почти сразу же после прорастания прекращали свой рост.

На с. 98 нами обнаружена еще одна неточность, допущенная автором (или редактором) в описании рецептуры фиксатора Карнуа. Вначале указывается соотношение компонентов 6 : 3 : 1, а затем отмечается, что хлороформа берется 4 части.

Оформление книги, бумага, печать производят самое хорошее впечатление, и издательство «Штиинца» можно только поблагодарить за хорошее оформление выпускаемых им книг.

Книга А. И. Литвака безусловно окажется очень полезной эмбриологам, цитологам, селекционерам, особенно тем, кто занимается селекцией плодовых культур и винограда, а также всем желающим овладеть методами люминесцентной микроскопии.

И. Н. Голубинский, В. Н. Самородов, Н. П. Березенко

Полтавский педагогический институт,
Полтавский сельскохозяйственный институт,
Украинский научно-исследовательский институт садоводства,
Киев.

Получено 9 VII 1979.

УДК 019.941 : 002.01 : 58 (47+57) (208)

Всесоюзное ботаническое общество. Справочник. Л., «Наука», 1978, 256 с. Цена 1 р. 40 к., Тираж 8750.

V. G. FEDOROV. (*A REVIEW*). THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY. A REFERENCE-BOOK. 1978

Всесоюзное ботаническое общество (ВБО) — одно из крупнейших научных обществ в нашей стране. Члены ВБО ведут большую и плодотворную работу по изучению флоры и растительности СССР и их обогащению, а также по сохранению и рациональному использованию растительных ресурсов страны, что служит развитию народного хозяйства и повышению благосостояния народа. Отсюда возникла необходимость издания справочника, отражающего многогранную деятельность Общества.

Рассматриваемый в настоящей рецензии Справочник ВБО издан в соответствии с решением V делегатского съезда Общества (Киев, 1973 г.). Составителями его являются В. А. Алексеев, О. Ф. Микрюкова и В. М. Смирнова, ответственным редактором — президент Общества академик А. Л. Тахтаджян; в книге имеются краткое предисловие, очерк об истории и современном состоянии ВБО, Устав Общества, принятый на IV делегатском съезде ВБО (1969 г.), алфавитный указатель действительных членов Общества, список сокращений и список адресов отделений ВБО. К сожалению, как сказано в Предисловии, «ограниченный объем книги не позволил дать более подробную характеристику деятельности ВБО и включить в нее ряд других, представляющих интерес справочных материалов, в частности список изданий Центральной организации и отделений ВБО».

С большим интересом читается исторический очерк о ВБО, принадлежащий перу В. А. Алексеева. В этом очерке хорошо показаны предпосылки создания Общества, детально описана история учреждения последнего и охарактеризованы основные этапы истории его развития с дооктябрьского периода (1915—1917 гг.) до наших дней. В разделе «Состав и структура» приведен состав Совета Общества (97 человек), избранного на V делегатском съезде в 1973 г., состав Президиума ВБО и научно-технического аппарата при нем, а также состав Ревизионной комиссии. Здесь же мы находим сведения о числе действительных членов ВБО, составляющем на 1 января 1978 г. 7428 человек, о членах-коллективах, и кроме того, список почетных отечественных и иностранных членов Общества. Наглядно демонстрирует структуру ВБО включенная в этот раздел таблица, включающая список отделений Общества с указанием их местонахождения, года основания и числа членов на 1 июня 1963, 1969 и 1973 гг. и на 1 января 1978 г.

Хотя и в сжатой форме, однако с достаточной полнотой отражена в очерке деятельность ВБО. Читатели смогут узнать о всех восьми созванных к настоящему времени всесоюзных съездах ботаников, три из которых были всеобщими (в 1921, 1926 и 1928 гг.) и 5 — делегатскими (в 1950, 1957, 1963, 1969 и 1973 гг.), а также об организации и работе XII Международного ботанического конгресса, состоявшегося в июле 1975 г. в Ленинграде. Значительно меньший объем занимает описание таких важных мероприятий общества, как совещания, сессии и общие собрания, поскольку соответствующие материалы о них были в свое время помещены в «Ботаническом журнале». Далее автор останавливается на основных чертах деятельности функционирующих ныне постоянных 10 секций и 9 комиссий Центральной организации ВБО и дает общую информацию о деятельности отделений Общества. Заканчивается очерк сообщением об издательской деятельности ВБО («Ботанический журнал» и другие издания Общества) и списком литературы, в котором приводятся публикации, содержащие сведения о работе ВБО.

Важной частью Справочника является составленная О. Ф. Микрюковой адресная книга действительных членов ВБО, прошедших перерегистрацию в 1975—1976 гг. В ней о каждом из 6553 (а не 6800, как сказано в аннотации и предисловии книги) членов Общества сообщаются следующие данные: фамилия, имя и отчество, год рождения, название отделения ВБО, в котором он состоит, год вступления в Общество, ученая степень и звание, место работы, город и научная специализация.

В списке сокращений читатели найдут расшифровку приведенных в адресной книге сокращенных названий 60 отделений ВБО, ученых степеней и званий, научных специальностей членов Общества и учреждений, где они работают. Завершает Справочник перечень почтовых адресов отделений ВБО с указанием фамилии, имени и отчества председателя (президента) и ученого секретаря каждого отделения.

Издан Справочник вполне удовлетворительно. Тем не менее нельзя не отметить имеющиеся в нем некоторые погрешности. К таковым, в первую очередь, относятся отдельные опечатки. Встречаются неточности в фамилиях ботаников, упоминаемых в Справочнике; так, на с. 5 и 6 читаем А. С. Фаминцын, а на с. 15 — А. С. Фаминицын, на с. 23 — Н. С. Снегиревская, а на с. 195 — Н. С. Снигиревская.

В ссылке (с. 15) на таблицу, помещенную на с. 16 и 17, сказано, что в состав ВБО входят отделения «со значительным (более 20) количеством ботаников». Между тем в таблице приводятся 5 отделений, число членов в которых на 1 января 1978 г. было менее этой цифры (Мордовское и Курганское — по 14 человек, Чечено-Ингушское — 18, Амурское — 16, Хабаровское — 12 человек). На стр. 21 неясна фраза: «В принятой. . . резолюции . . . намечена большая программа работ по развитию ботаники— систематики и географии (высшие и низшие растения), географии (высшие и низшие растения). . .».

Наконец, следует упомянуть об отдельных дефектах в адресной книге членов ВБО. Они заключаются, во-первых, в нарушении алфавитного порядка расположения фамилий или имен в списке (например, на с. 163, где Г. Р. Озолинь поставлена ранее, чем В. К. Озолинь; на с. 217 сначала стоит фамилия Худайбердыев, а затем — Худайберганов и т. д.), и, во-вторых, в отсутствии сведений о специальности и должности у ряда лиц.

Общая оценка Справочника, несомненно, положительная. Выход его в свет — значительное событие в жизни ВБО. Эта интересная и нужная книга, как нам кажется, привлечет внимание не только членов ВБО, но и всех остальных ботаников Советского Союза.

В. Г. Федоров.

Омский медицинский институт.

Получено 1 X 1979.

ХРОНИКА

УДК (100) 006.3 : 528.914 : 581.524.4 (4)

С. А. Грибова, Т. И. Исаченко

МЕЖДУНАРОДНОЕ СОВЕЩАНИЕ ПО ПРОБЛЕМЕ «КАРТА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЕВРОПЫ» (Либлице, ЧССР, 23—26 IV 1979)

S. A. GRIBOVA, T. I. ISACHENKO. INTERNATIONAL CONFERENCE ON THE PROGRAMME «THE EUROPEAN VEGETATION MAP». (LIBLIZE, CSSR, 23—26 IV 1979)

В апреле 1979 г. в г. Либлице вблизи Праги состоялось международное совещание по проблеме «Карта растительности Европы». В нем участвовали европейские ботаники — представители различных фитоценологических школ, следующих ботанико-картографическим традициям своих стран, для того чтобы выработать общие подходы к созданию единой карты растительности Европы.

Идея создания карты растительности Европы на основе международного сотрудничества возникла в среде европейских ботаников после XII МБК, состоявшегося в 1975 г. в Ленинграде, на котором, как никогда ранее, вопросы картографии получили широкое отражение (см. Геоботаническое картографирование 1976).[1] Инициаторами составления международной карты растительности Европы выступили директор Ботанического института в Праге чл.-корр. АН ЧССР С. Гейни (Sl. Hejný), профессор Гренобльского университета П. Озанда (P. Ozenda) и директор Государственного института охраны природы и экологии ландшафта в Бонне В. Траутманн (W. Trautmann). Эта инициатива нашла поддержку со стороны академика Е. М. Лавренко.

Ботанический институт АН ЧССР взял на себя координацию подготовительных работ по созданию карты территории Восточной Европы и явился организатором прошедшего совещания. В его работе приняли участие представители 10 стран: НРБ — И. А. Бондев (I. A. Bondev), ВНР — Г. Фекете (G. Fekete); ГДР — А. Скамони (A. Scamoni), Г. Гофманн (G. Gofmann), Х. Шлютер (H. Schlüter), Ф. Фукарек (F. Fukarek); ПНР — В. Матушкевич (W. Matuczkiewicz), А. Матушкевич (A. Matuczkiewicz), Т. Войтерский (Th. Woiterski), Я. Фалиньский (J. Falinski); СРР — Н. Доница (N. Doniţa); СССР — Т. И. Исаченко, С. А. Грибова, П. Л. Горчаковский; Франции — П. Озанда (P. Ozenda); ФРГ — В. Траутманн (W. Trautmann); ЧССР — С. Гейни (Sl. Hejný), Р. Нейхейсл (R. Nauhäusl), Я. Михалко (J. Michalko), И. Моравец (J. Moravec) и др.; СФРЮ — П. Фукарек (P. Fukarek), В. Мишич (W. Mišić), Л. Лакушич (L. Lakušič) и др. Всего на совещании присутствовало около 40 человек.

Программа совещания предусматривала обсуждение проекта «Карты»: ее масштаба, принципов построения легенды, выбора картографических единиц, а также решение организационных вопросов, связанных с реализацией этого проекта.

Совещание открыл Гейни. Он подчеркнул большое значение карты растительности Европы для решения многих проблем охраны среды на европейском континенте, которые в настоящее время уже выходят за национальные рамки. От лица организаторов совещания выступил также Нейхейсл. Он отметил, что геоботаническое картирование является частью культуры народов. Создание единой карты растительности Европы будет значительным импульсом для поисков путей к сближению фитоценологических концепций разных стран и разных научных школ. Докладчик особое внимание

[1] Геоботаническое картографирование 1976. Л.

обратил на то важное значение, которое будет иметь карта для разработки проекта стабилизации жизненной среды в международном масштабе и осуществления крупных экологических исследований ЮНЕСКО («Человек и биосфера» и др.).

Общие предложения по программе карты заключались в докладах западноевропейских ботаников Озанды и Траутманна и в коллективном докладе Е. М. Лавренко, Т. И. Исаченко и С. А. Грибовой.

Озанда познакомил участников совещания с изданной картой растительности М. 1 : 3 000 000, охватывающей территорию Западной Европы, и пояснительным текстом к ней. Эта карта рассматривалась ее авторами как фрагмент будущей единой карты Европы. Однако, по нашему мнению, она отличается крайней схематичностью, не соответствующей требованиям принятого масштаба, непоследовательностью легенды и малой информативностью. В легенде этой карты для разных регионов в зависимости от полноты имеющихся материалов использованы разные принципы: типологические для центрального района (Франция, ФРГ, Австрия, Швейцария) и геоботанического районирования для Скандинавии, Британских островов, Пиренейского п-ова и др. Основная часть доклада Озанды была посвящена анализу ботанико-картографических материалов, использованных при создании карты Западной Европы, и тем трудностям, с которыми ему пришлось встретиться при их интерпретации для создания единой картографической композиции.

Карта растительности Западной Европы подверглась критике во время дискуссии, в которой приняли участие В. Матушкевич, Скамони, Бондев, Доница, Мишич, Нейхейсл и др. Критические замечания по легенде этой карты были высказаны и нами в коллективном отзыве, написанном совместно с Е. М. Лавренко и З. В. Карамышевой.

Траутманн выдвинул на обсуждение вопросы, требующие согласованного решения представителями разных фитоценологических направлений и школ при совместной работе над картой. Важнейшим из них является согласование в легенде карты разных принципов классификации растительности: основанных на флористической концепции Браун-Бланке, традиционной для европейских ботаников, с наиболее распространенным в нашей стране эколого-фитоценотическим подходом.

В докладе Лавренко, Исаченко, Грибовой, зачитанном Исаченко, были изложены принципы составления обзорных карт, базирующихся на обширном опыте мелкомасштабного картографирования в СССР. На конкретных примерах аналитических карт М. 1 : 7 500 000 темнохвойных и широколиственных лесов европейской части СССР, составляющей более половины площади всей Европы, нам удалось показать возможность последовательного воплощения типологического подхода для карт мелкого масштаба. Этот вопрос очень существен для ботаников, в своей работе ограничивающихся опытом картирования растительности в крупном и среднем масштабах. Мы познакомили участников совещания с развитым в нашей стране регионально-типологическим принципом построения легенд, который основан на учете разнообразных критериев: фитоценотического, флористического, динамического, экологического, географического. Использование при картировании растительности совокупности геоботанических признаков, а не какого-нибудь одного значительно обогащает содержание карты и повышает ее информативность. Карта возникает как результат научного синтеза многообразных сведений о растительности и окружающей среде, интерпретированных в зависимости от назначения карты и ее масштаба. Особый акцент в докладе был сделан на различии принципов построения типологических карт и карт геоботанического районирования.

Два вечерних заседания (24 и 25 апреля) были посвящены теме «Составление национальных карт растительности и их унификация в международном масштабе». В ряде докладов было показано состояние геоботанического картографирования в странах Балканского п-ова. Наибольшее развитие картирование растительности в этих странах получило в НРБ. Бондев изложил принципы построения легенды карты растительности в М. 1 : 1 000 000 своей страны, охарактеризовал картируемые единицы и обсудил возможность их интерпретации при разработке общей легенды карты Европы, а также поделился опытом организации работ по созданию геоботанической карты Балканских стран. В СФРЮ (доклад Фукарека) картирование растительности осуществляется по отдельным республикам в М. 1 : 200 000, а также проводится подготовка к составлению карты страны в целом в М. 1 : 1 000 000.

Вторая группа докладов была посвящена обзору картографирования растительного покрова в ряде стран Восточной Европы. Наибольшее развитие геоботаническое карто-

графирование в общегосударственном масштабе получило в ГДР. Скамони в двух докладах познакомил с несколькими картами своей страны. В «Климатическом атласе ГДР» (1958) помещена карта естественной потенциальной растительности М. 1 : 1 000 000; в 1964 г. опубликована карта М. 1 : 500 000, а в 1977 г. в «Атласе ГДР» помещена карта М. 1 : 750 000 . Скамони рассмотрел возможность интерпретации этих картографических материалов для единой международной карты растительности Европы.

В ЧССР (доклад Моравца и Михалко) изданы полистные карты растительности М. 1 : 200 000 и обобщенная карта М. 1 : 1 000 000 для всей территории Чехии; ведется составление карт М. 1 : 200 000 территории Словакии и находится в печати карта М. 1 : 1 000 000 этой республики (на совещании демонстрировалась ее красочная проба). На основании этих картографических материалов ботаники ЧССР отобрали единицы, подлежащие картированию в М. 1 : 3 000 000, и сопоставили их с единицами карт растительности Западной Европы и европейской части СССР.

В. Матушкевич познакомил участников совещания с состоянием картографирования растительности в ПНР. На основе широких полевых исследований создаются карты М. 1 : 200 000 по отдельным административным районам, ряд из которых уже издан. Ведется работа над картой всей страны.

В СРР (доклад Доница) опубликована геоботаническая карта страны М. 1 : 1 000 000. Ее легенда состоит не только из перечня картографических единиц, как это имеет место в легендах других упомянутых карт, но содержит подзаголовки, отражающие зональное и высотно-поясное распределение растительности, а также азональную и интразональную растительность. В ней нашли отражение как естественная потенциальная, так и современная растительность. По своей структуре (принципам построения легенды, отражению динамики) геоботаническая карта СРР ближе к картам, издаваемым в СССР, чем карты растительности других стран.

Фекете рассказал о картографических работах в ВНР. Здесь работы по созданию карт в М. 1 : 200 000 охватывают территорию северной и восточной частей страны. Для национального атласа подготовлена карта М. 1 : 1 500 000.

В дискуссии по этим двум сериям докладов ботаники СФРЮ (Мишич, П. Фукарек), ЧССР (Нейхейсл и др.) высказали пожелание, чтобы при создании единой карты растительности Европы были бы максимально учтены местные особенности растительного покрова, что особенно важно для СФРЮ и других балканских стран, растительный покров которых очень сложен, пестр, содержит много реликтовых и эндемичных элементов.

Как свидетельствуют представленные доклады, геоботаническая картография в странах Восточной Европы в последние годы активно развивается и достигла заметных успехов, хотя она и не приобрела еще значения самостоятельного направления в геоботанике. Карты растительности разрабатываются на основе многолетних детальных полевых исследований и представляют собой закономерный итог их обобщения. При создании геоботанических карт восточноевропейские ботаники опираются на концепции Тюксена о естественной потенциальной растительности и на флористическую классификацию Браун-Бланке.

На заключительном заседании 26 апреля состоялась оживленная дискуссия по основным вопросам, касающимся масштаба карты, принципов картирования, создания легенды. В ней выступили большинство участников. В дискуссии было отмечено, что, несмотря на различия во мнениях представителей нескольких ботанико-картографических школ относительно вопросов классификации растительности, их объединяют общие взгляды на проблему создания карты растительности Европы. Представители СССР, ГДР, ПНР, ЧССР, НРБ, СРР единодушно признали необходимость создания такой карты растительности Европы на типологической основе с показом фитоценотических единиц и отражением важнейших географических закономерностей растительного покрова в структуре легенды. Авторам «Карты растительности Западной Европы» было предложено для усовершенствования карты использовать эти принципы.

В конце работы совещания была принята Резолюция, содержащая научную программу составления карты растительности Европы и разработку некоторых организационных вопросов для ее осуществления.

Резолюция совещания «Карта растительности Европы» (Либлице, ЧССР, 26 апреля 1979 г.)

1. Участники совещания приветствуют инициативу создания единой «Карты растительности Европы». Они рассматривают это как важный шаг в обобщении результатов геоботанических исследований в целях планирования и осуществления мероприятий по охране природы и окружающей среды, оценки растительного покрова. Они полагают, что это будет способствовать дальнейшему развитию геоботаники и переходу ее на более высокий качественный уровень.

2. Карта должна отображать естественную растительность Европы в М. 1 : 3 000 000.

3. Единицы картирования должны выделяться на основе фитоценологических критериев и методов и включать сочетания и комплексы растительных сообществ.

4. Карта должна быть легко обозримой, отражать зональную, подзональную, высотно-поясную, региональную и эдафическую дифференциацию естественной растительности Европы, а также азональные и экстразональные явления.

5. Участники совещания призывают геоботаников всех европейских стран сотрудничать в составлении карты растительности Европы на основе вышеупомянутых принципов.

6. Желательно включить проект «Карты растительности Европы» в программы ЮНЕСКО «ЧИБ» («МАВ») и «МСБИ» («JUBS»), а деятельность социалистических стран в этой области осуществлять в рамках СЭВ (проблема III).

7. Для разработки единой легенды карты на основе легенд, представленных отдельными странами, предлагается создать рабочую группу в составе представителей 7 стран (СССР, ПНР, ЧССР, СФРЮ, ФРГ, Франция, Норвегия).

8. Просить АН ЧССР создать при Ботаническом институте АН ЧССР рабочий координационный центр по карте растительности Европы.

9. Просить коллективы всех участвующих стран представить свои предложения по легенде карты в рабочую группу до марта 1980 г., а вышеупомянутую группу — разработать первый вариант легенды к августу 1980 г.

10. Обсудить первый вариант легенды карты на специальном совещании до конца 1980 г.

Во время работы совещания была организована небольшая выставка карт растительности, представленных некоторыми из его участников. Нами были показаны карты разных масштабов Европы, СССР в целом, отдельных его регионов, отражающие достижения геоботанической картографии в нашей стране. Демонстрировались следующие карты растительности: Европы М. 1 : 10 000 000, СССР М. 1 : 15 000 000 и 1 : 25 000 000, бассейна Амура М. 1 : 2 500 000, Центрально-Казахстанского мелкосопочника М. 1 : 1 500 000, БССР М. 1 : 1 000 000. Кроме советских, было выставлено также несколько зарубежных карт растительности: Западной Европы М. 1 : 3 000 000, СРР М. 1 : 1 000 000, ГДР М. 1 : 750 000, Чехии и Словакии М. 1 : 1 000 000, несколько листов М. 1 : 200 000—1 500 000 отдельных административных районов ПНР и карта геоботанического районирования М. 1 : 2 000 000 этой страны.

24 и 25 апреля утром были проведены две ботанические экскурсии. Первая из них была посвящена знакомству с растительностью Чешской меловой плиты в среднем течении р. Лабы. Были осмотрены различные варианты грабовых дубрав из *Quercus robur* и *Carpinus betulus* на плакорных местообитаниях, обедненные во флористическом отношении, на кислых почвах, субксерофитные на дренированных крутых склонах, и дубово-сосновые леса на бедных песчаных почвах. Мы увидели также пойменные леса на левом берегу Лабы, представленные разными типами ильмовых дубрав (*Quercus robur*, *Ulmus carpinifolia*). Во время второй экскурсии мы посетили район Чешского среднегорья, расположенный в 50—60 км к северо-западу от Праги. Сравнительно большие различия в высоте (до 500 м), контрасты экспозиции и неоднородность геологического субстрата обусловливают относительно большое флористическое богатство и пестроту растительности в пределах среднегорья. Здесь встречаются редкие для Чехии ксеротермные и горные элементы флоры, которые формируют своеобразные петрофитные степные сообщества, термофитные и ксерофитные дубравы из *Quercus pubescens*, приуроченные к обогреваемым южным склонам. Северные склоны покрыты грабовыми дубравами с участием *Quercus robur*.

Во время экскурсии участники совещания обсуждали методику выделения растительных сообществ, их типологии и картирования, вырабатывали единые подходы к пониманию картируемых единиц и возможности их генерализации в разных масштабах.

Четыре дня совещания были заполнены напряженной работой, которая успешно завершила важный этап подготовки к созданию карты растительности Европы. Благоприятным результатам совещания содействовала позиция его участников, стремившихся внести конструктивные предложения при разработке единых подходов для создания этой международной карты.

Особая заслуга принадлежит организаторам совещания — ботаникам ЧССР и прежде всего ученым Ботанического института АН ЧССР — его директору С. Гейни, а также Р. Нейхейслу, З. Нейхейсловой-Новотной и др. Большая предварительная работа и прекрасное проведение самого совещания создали творческую дружескую атмосферу и благоприятно сказались на итогах совещания.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 VII 1979.

УДК 002.704.31 : 006.3 : 581.524.4+581.52

V ВСЕСОЮЗНОЕ СОВЕЩАНИЕ ПО КОЛИЧЕСТВЕННЫМ МЕТОДАМ ИЗУЧЕНИЯ СВЯЗИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И СРЕДЫ
(Ленинград, 24—26 X 1978)

G. G. GERASIMENKO. THE ALL-UNION CONFERENCE ON THE QUANTITATIVE METHODS OF STUDYING PLANT AND ENVIRONMENT RELATIONS. (LENINGRAD, 24—26 X 1978)

Пятое всесоюзное совещание по применению количественных методов анализа растительности, посвященное изучению связи растительности и среды было организовано и проведено Всесоюзным Ботаническим обществом, Научным советом по проблеме «Биологические основы рационального использования и охраны растительного мира», Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова и Ленинградским государственным университетом им. А. А. Жданова. В совещании приняли участие 78 человек, представляющих научные учреждения Ленинграда, Москвы, Уфы, Ульяновска, Тарту, Риги, Казани и других городов. Был заслушан и обсужден 21 доклад по различным теоретическим и методическим вопросам изучения взаимосвязи растительности и среды.

После вступительного слова председателя оргкомитета **В. И. Василевича** с докладом выступили **Б. М. Миркин** и **Г. С. Розенберг**. В докладе был дан сравнительный анализ эффективности ординационных методов. Методы ординации, в особенности прямого градиентного анализа, наиболее полно и наглядно иллюстрируют варьирование растительности относительно основных факторов среды. Оцениваются и сравниваются прямой градиентный анализ Уиттекера, висконсинская сравнительная ординация, метод главных компонент, метод взаимного усреднения Хилла, гауссова ординация и др. Авторы считают, что при наличии достаточного количества информации о среде наиболее эффективным является прямой градиентный анализ. Методы нелинейной ординации вскрывают отраженную сообществами экологическую информацию и используются при отсутствии данных о среде.

Следует отметить, что за последние годы геоботаники овладели в основном всеми современными статистическими методами, благодаря чему смогли подойти более детально и объективно к решению различных теоретических и практических вопросов фитоценологии. В докладе В. И. Василевича рассматривались методические вопросы установления связи растительности и среды на примере сопоставления классификаций почв и сосновых лесов с помощью критерия хи-квадрат. Проведена ординация выделенных единиц почвенной и геоботанической классификаций по осям варьирования различных почвенных показателей. Установлено, что варьирование многих из них теснее связано с растительными ассоциациями, нежели с единицами почвенной классификации.

Доклад **Ю. А. Злобина** был посвящен изучению закономерностей изменения строения ценопопуляций вдоль комплексных экологических градиентов и выявлению возможности использования ценопопуляционных характеристик для диагностики экотопа. Гистограмма распределения частот определенного параметра, используемого при изучении структуры ценопопуляции, сравнивается с нормальным распределением. Предложен метод сравнения. Выявлены три основных структурных типа ценопопуляций: процветающие, равновесные и депрессивные.

В коллективном докладе **В. С. Ипатова, Л. А. Кириковой, Ю. И. Самойлова** и **Т. Н. Тарховой** обобщены некоторые результаты исследований связи растительности со средой, проведенных в лаборатории геоботаники Биологического института при Ленинградском университете за последние годы. Для установления тесноты связи единиц растительности различного ранга с отдельными экологическими факторами или комплексами факторов авторы использовали некоторые основные статистические показатели, дисперсионный и регрессионный анализы.

В докладе **Е. Л. Любарского, Т. Н. Добрецовой, А. С. Казанцевой, С. Н. Неуструевой** на примере сосновых лесов Волжско-Камского заповедника показано, что травяной покров имеет большую связь с зоной перекрытия площадей питания древесных растений и меньшую — со средой.

Проблеме сущности биологической информации был посвящен доклад **Т. Э. Фрея**.

Во многих докладах продемонстрированы возможности применения определенного статистического метода в конкретном исследовании. В докладе **Ю. Н. Нешатаева** и **Е. К. Дайнеко** для изучения связи растительности остепненных лесных полян с почвенными и ландшафтными условиями применен информационный анализ. Показана экологическая специфика каждой группы сообществ по отношению к изучаемым факторам. Такой подход позволил представить эти зависимости в сжатом, компактном виде и отразить ординацию сообществ полян.

Эффективность метода корреляционных плеяд при оценке состояния древесных растений в различных экологических условиях продемонстрирована в докладе **В. В. Петрушенко** и **Э. М. Григоряна**. В неблагоприятных экологических условиях сопряженность показателей обменных процессов между собой, а также сопряженность их с показателями внешней среды возрастает.

В докладе **С. А. Дыренкова** и **Е. Н. Горовой** рассмотрена динамика ценопопуляций ели в климаксовых фитоценозах как случайный марковский процесс.

С. О. Григорьева в своем докладе раскрыла возможности факторного анализа как средства получения дополнительной информации об экологической сущности типов леса. Значительное внимание уделено отбору диагностических признаков. Первый фактор характеризует устойчивость эколого-фитоценотического фона.

Д. И. Назимова и **Н. И. Молокова** использовали многофакторный градиентный анализ для выявления фитоклиматических закономерностей в горах Южной Сибири. Определяющее значение имеют два показателя: влага и тепло, на основании которых выделены типы растительности.

Е. Л. Маслаков продемонстрировал применение методов спектрального анализа случайных процессов для изучения динамики лесных культур. Показано, что после смыкания древостоя вся совокупность особей, его образующих, подчинена единому закону роста.

В последние годы не ослабевает интерес исследователей к рассмотрению экологических и фитоценотических процессов, происходящих в растительных сообществах, с точки зрения теории систем и биологического моделирования. В докладе **И. В. Кармановой** предложена модель реального многоярусного растительного сообщества. На основе сукцессионного ряда сложных сосняков построена блок-схема взаимосвязей переменных, составлены уравнения зависимостей, на основе которых рассматриваются различия в поведении сообществ в случае устойчивых и неустойчивых состояний.

Анализируя статистическую модель урожай—удобрение—погода, **Н. Н. Павлова** прогнозирует урожайность с учетом стохастического характера погодно-климатических факторов. Предложено несколько стратегий по выбору метеорологической информации, для каждого случая определяются величины средних возможных потерь по урожайности и затратам на удобрения.

Изучению продуктивности березовых и еловых фитоценозов южной тайги посвящен доклад **В. И. Алексеева, Е. С. Ермоловой, А. Ф. Ильюшенко**. Авторы предлагают

математические модели расчета биомассы по нескольким таксационным показателям как для различных ярусов, так и для фитоценоза в целом.

Математическая модель видовой пространственно-временной структуры фитоценоза предложена в докладе **В. А. Светлосанова** и **В. Д. Утехина**. Решение системы дифференциальных уравнений позволяет определить пространственно-временное распределение видов, оптимальное в данных условиях среды.

Методические вопросы выявления существенно влияющих комплексных экологических факторов и периодов их воздействия обсуждаются в докладе **А. Я. Дрике** и **Г. Е. Поспеловой**.

Несколько докладов было посвящено вопросам выбора наиболее существенных признаков объектов и способам учета первичных данных. **Л. А. Игнатьева** и **Л. А. Косачева** отметили в своем докладе, что при исследовании зависимости напочвенного покрова кедровых лесов от увлажнения наиболее пригодны такие количественные характеристики видов, как численность, масса и соотношение видов; использование покрытия видов затруднительно в связи со сложной вертикальной структурой травяного яруса.

Э. А. Штина провела сравнительный анализ методов изучения почвенных водорослей как индикаторов состояния почвы и предложила учитывать в этих методах видовой состав, состав жизненных форм, численность водорослей.

К. А. Некрасова и **Е. А. Бусыгина** рассмотрели некоторые геоботанические подходы к изучению формирования альгосинузий при разных режимах влажности и питания на основе количественного учета водорослей.

Вопросы предварительной обработки данных по радиальному приросту деревьев для статистического анализа обсуждались в докладе **А. И. Ляэнелайда**.

Многие доклады вызвали оживленную дискуссию. Выступления в прениях касались главным образом вопросов выявления возможностей и особенностей применяемых методов для объективного решения теоретических и практических задач геоботаники. Большое участие в совещании приняли молодые исследователи.

В резолюции Совещания отмечается что необходимо и в дальнейшем регулярно проводить конференции, посвященные отдельным, наиболее важным проблемам количественной геоботаники, с приглашением представителей смежных специальностей, работающих по сходной проблеме в своей области (почвоведов, флористов, зоологов); включать в программу этих конференций вопросы теории и методики соответствующих проблем. Оргкомитету поручено определить место и время проведения следующего совещания.

Г. Г. Герасименко.

Ленинградский государственный университет.

Получено 12 III 1979.

Vol. LXV № 4

April, 1980

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

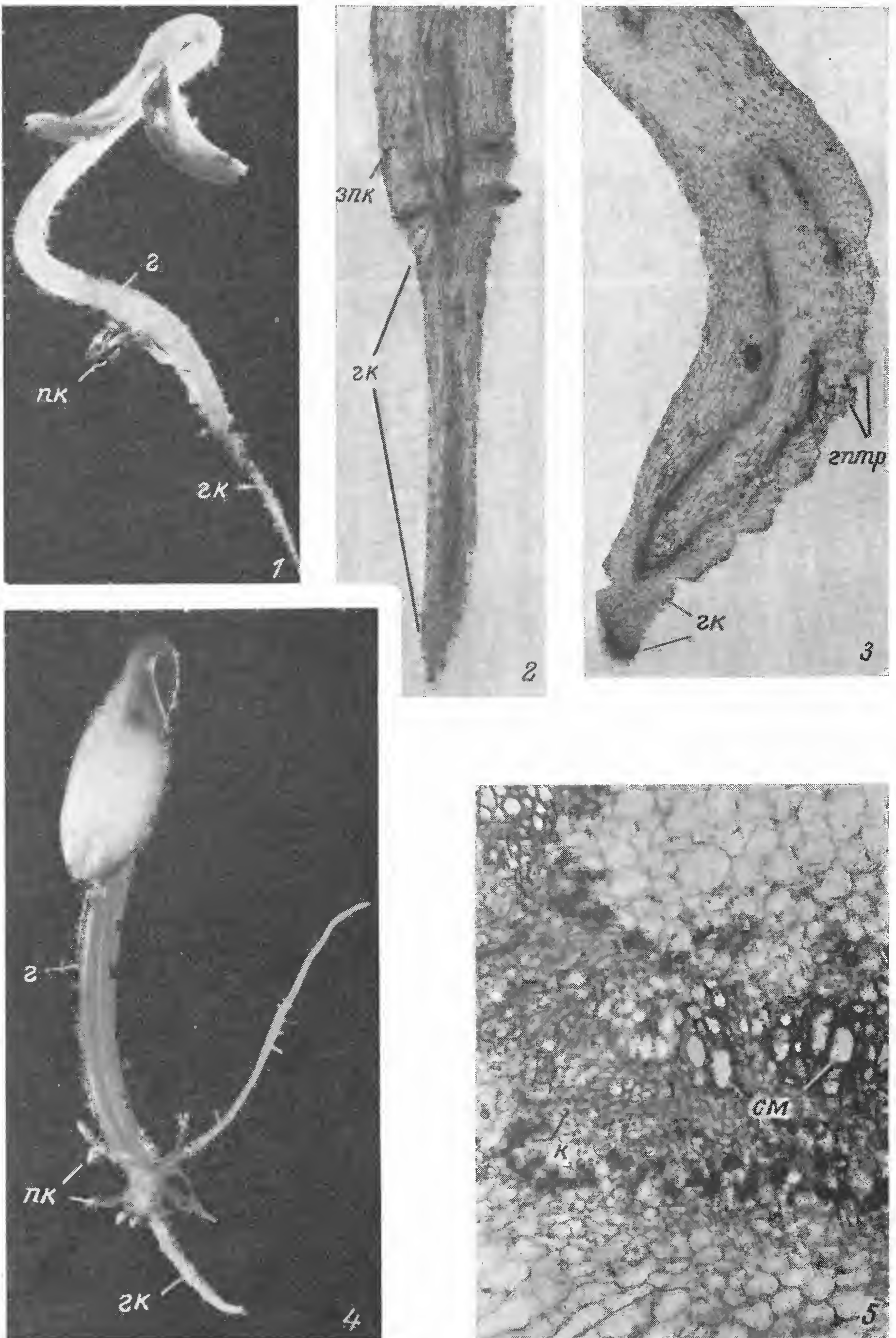


Рис. 1. Морфолого-анатомическая реакция проростков *Helianthus annuus* и *Cucurbita pepo* на воздействие N-метил-N-нитрозонитрогуанидина (МННГ).

1 — 7-дневный проросток *H. annuus*, конц. МННГ — 0.001%; *2* — то же, продольный срез; *3* — 7-дневный проросток *H. annuus*, конц. МННГ — 0.005%, продольный срез; *4* — 7-дневный проросток *C. pepo*, конц. МННГ — 0.01%; *5* — 10-дневной проросток *C. pepo*, конц. МННГ — 0.005%, часть поперечного среза через гипокотиль. *1*, *4* — ×2; *2*, *3* — ×6; *5* — ×120.
гк — главный корень, *г* — гипокотиль, *пк* — придаточные корни, *зпк* — зачаток придаточного корня, *гптр* — гипертрофия паренхимы и тканевые разрывы, *к* — камбий, *см* — сосуды метаксилемы.

I Зак. 1030

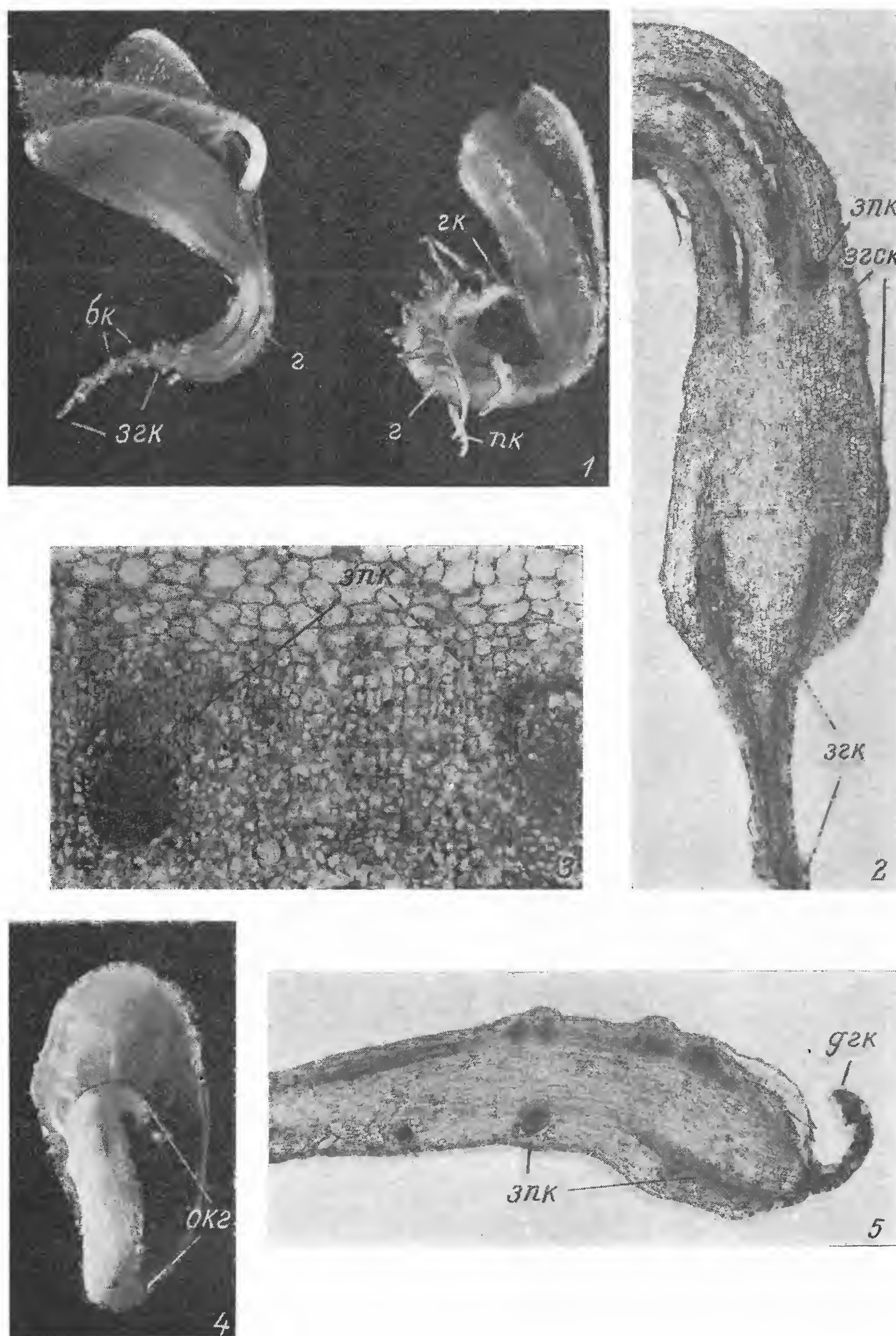


Рис. 2. Морфолого-анатомическая реакция проростков *Cucurbita pepo* на воздействие афлатоксина B_1 и N-метил-N-нитрозонитрогуанидина (МННГ).

1 — 11-дневные проростки *C. pepo*, конц. афлатоксина B_1 — 0.0012%; *2*, *3* — то же, продольный срез гипокотиля; *4* — 10-дневный проросток *C. pepo*, конц. МННГ — 0.05%; *5* — то же, продольный срез гипокотиля. *1*, *4* — ×2; *2* — ×8; *3* — ×30; *5* — ×5.

бк — боковые корни, *згк* — зона главного корня, *згск* — зона гипертрофии клеток сердцевины и коры, *окг* — ось корень—гипокотиль, *дгк* — дегенерация главного корня. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

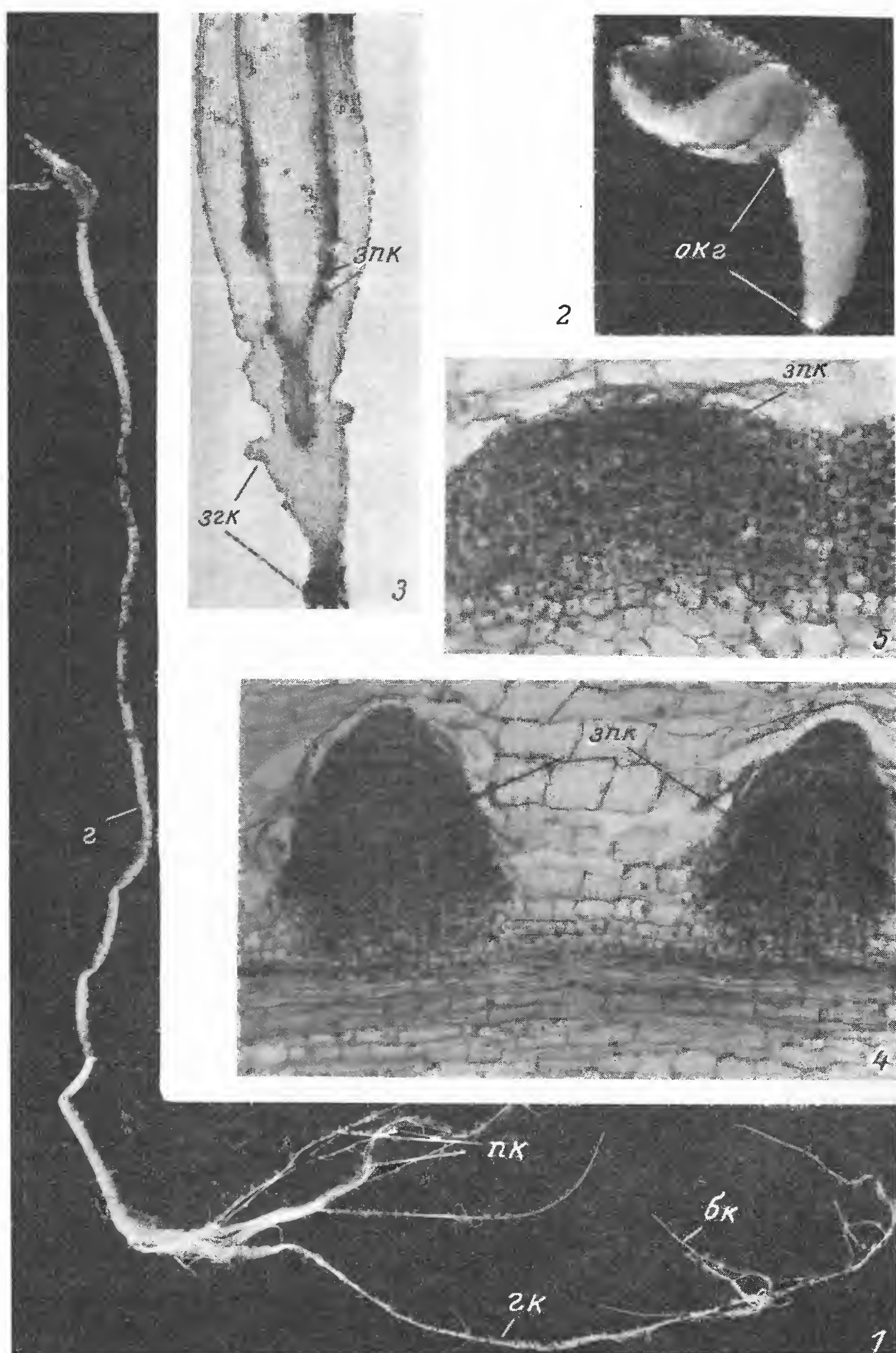


Рис. 3. Морфолого-анатомическая реакция проростков *Helianthus annuus* на воздействие N-метил-N-нитрозоанилина (МНА).

1, *2* — 7-дневный проросток *H. annuus*: *1* — контроль, *2* — конц. МНА — 0.01%; *3*, *5* — 3-дневный проросток *H. annuus*, конц. МНА — 0.01%, продольный срез через гипокотиль; *4* — то же, контроль; *1* — нат. вел.; *2* — ×2; *3* — ×8; *4*, *5* — ×80. Остальные обозначения те же, что на рис. 1 и 2.

К стр. 499

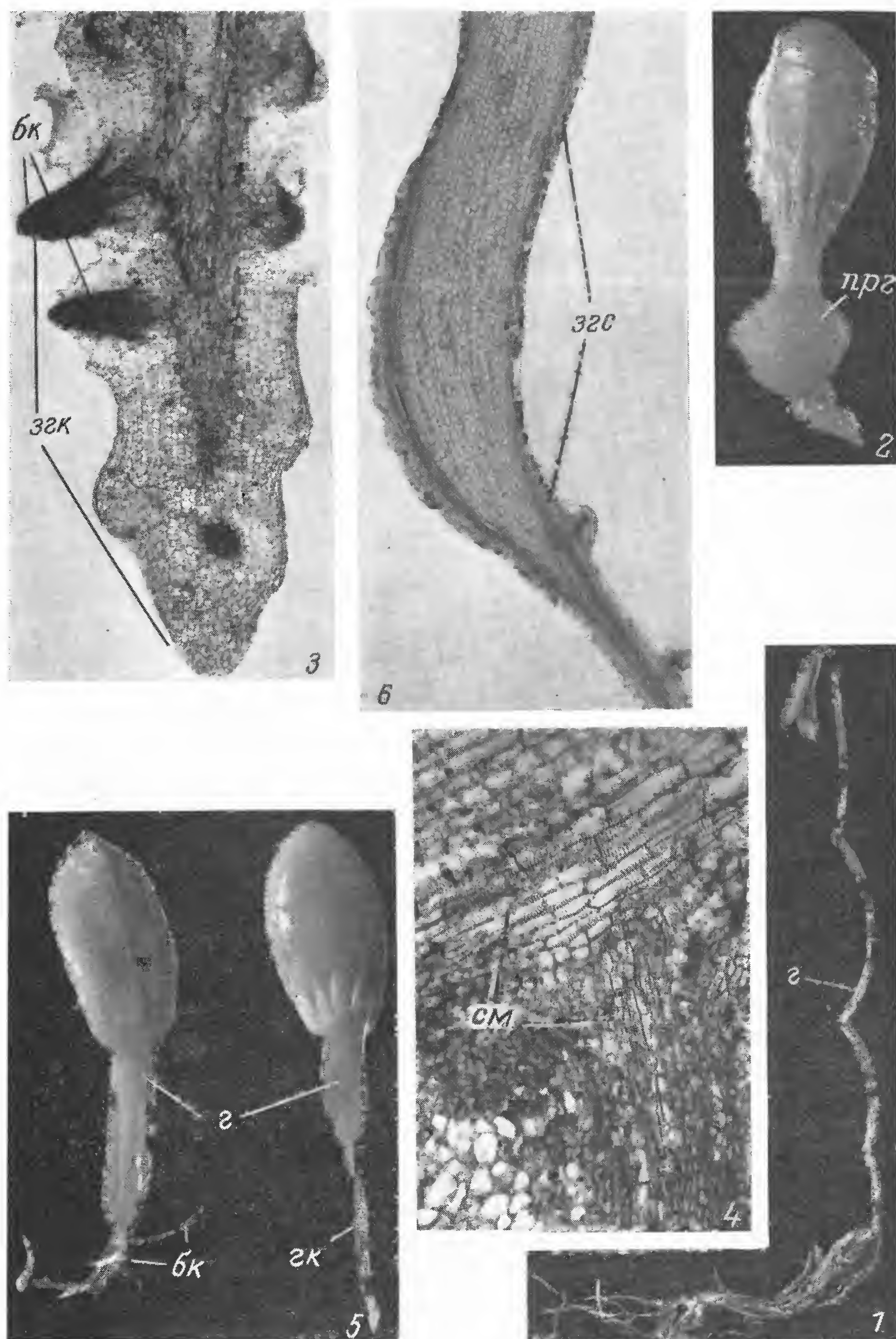


Рис. 4. Морфолого-анатомическая реакция проростков *Cucurbita pepo* на воздействие NaCl и N-метил-N-нитрозоанилина (МНА).

1—6 — 7-дневный проросток *C. pepo*: *1* — контроль; *2* — конц. МНА — 0.01%; *3*, *4* — конц. МНА — 0.01%, продольные срезы через гипокотиль; *5* — конц. NaCl 1.0%; *6* — то же, что и *5*, продольный срез через гипокотиль. *1* — уменьш. 1.5; *2*, *5* — ×1.5; *3*, *6* — ×8; *4* — ×80. *згс* — зона гипертрофии клеток сердцевины, *прг* — патологическое разрастание гипокотиля. Остальные обозначения те же, что на рис. 1 и 2.

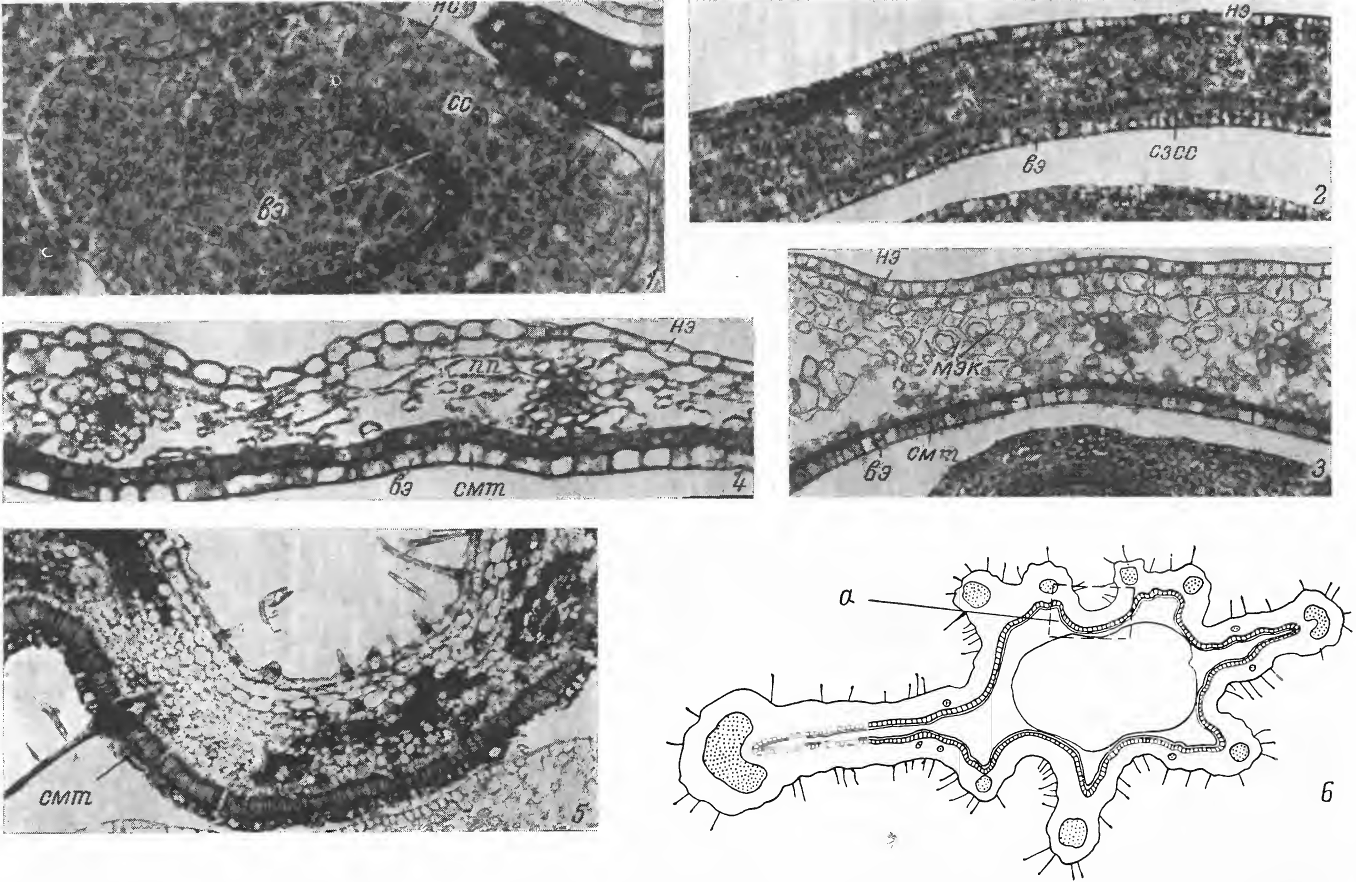


Рис. 2. Анатомическое строение перикарпия *Ulmus glabra* (*1*, *3*), *Ulmus laevis* (*2*, *4*), *Phyllostylon brasiliense* (*5*, *6*).

1—6 — поперечные срезы перикарпия на различных стадиях развития (*1* — почка; *2*, *3* — развивающиеся, *4—6* — зрелые плоды). Увел.: *1* — 330; *2*, *4* — 160; *3*, *5* — 100; *6* — 14.

а — участок среза плода, представленный на детали *5*; *мэк* — межклетники, *нэ* — наружная (верхняя) эпидерма, *пп* — проводящий пучок, *сзсс* — субэпидермальная зона среднего слоя, *сс* — средний слой (слой тонкостенных паренхимных клеток). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

К стр. 525

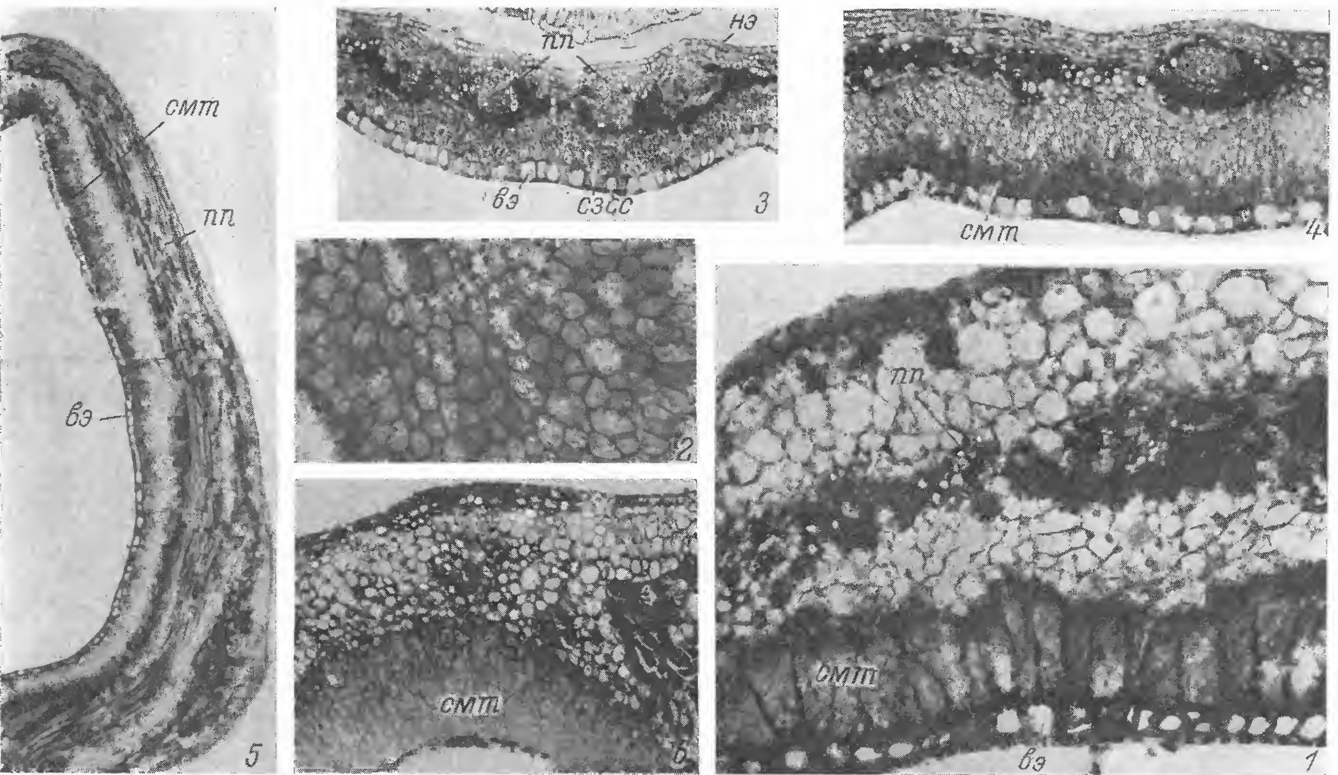


Рис. 3. Анатомическое строение перикарпия *Hemiptelea davidii* (*1*, *2*) и *Zelkova carpinifolia* (*3—6*).

1, *6* — поперечные срезы зрелых плодов; *2* — тангентальный срез слоя механической ткани; *3*, *4* — поперечные, *5* — продольный срезы развивающихся плодов. Увел.: *1* — 144; *2* — *4*, *6* — 72; *5* — 24. Обозначения те же, что и на рис. 1 и 2.

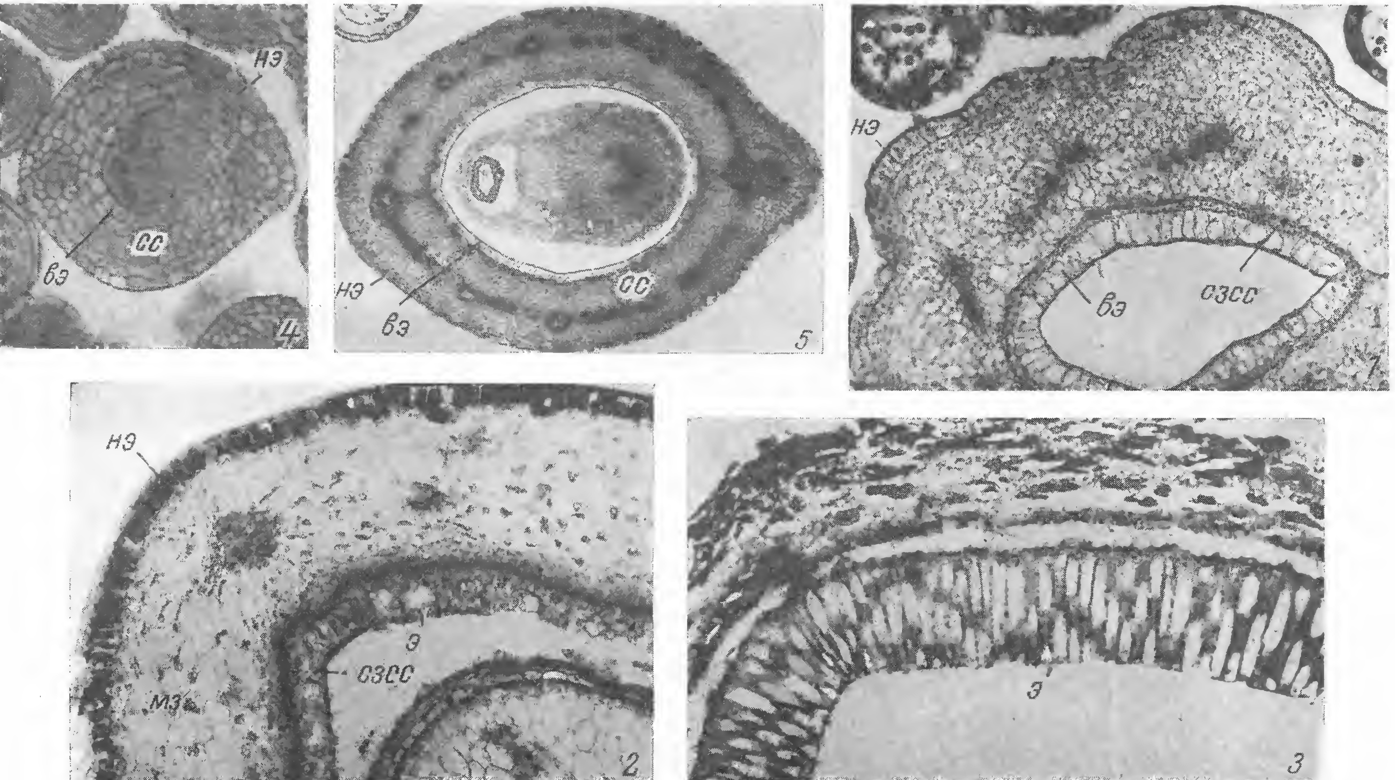


Рис. 4. Анатомическое строение перикарпия *Trema orientalis* (*1*, *2*), *Aphananthe aspera* (*3*), *Celtis caucasica* (*4*, *5*).

1—5 — поперечные срезы (*1*, *5* — цветка; *2*, *3* — плода; *4* — почки). Увел.: *1* — 90, *2* —95, *3* — 30, *4* — 185; *5* — 42.5. *мз* — мезокарпий. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1 и 2.

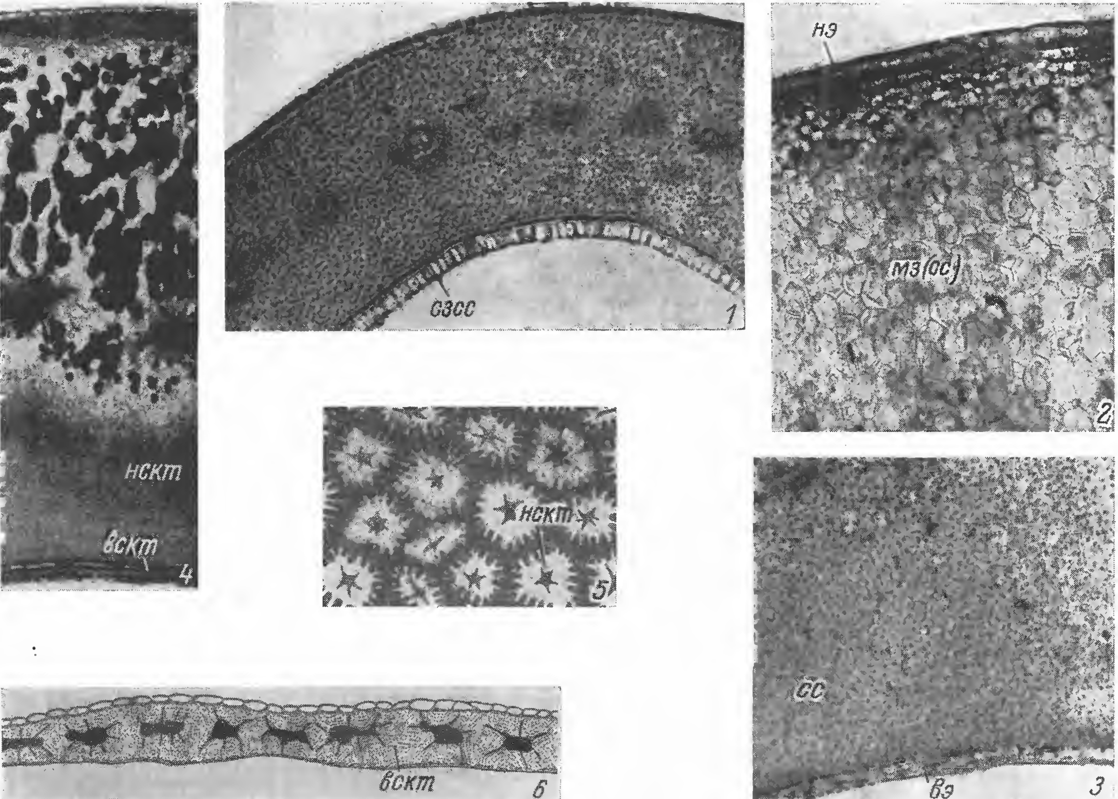


Рис. 4. Анатомическое строение перикарпия *Celtis caucasica*.

Поперечные срезы развивающихся (*1—3*) и зрелых (*4—6*) плодов. Увел.: *1—3* — 80; *4* — 35; *5* — 280, *6* — 150. *вскт* — внутренний слой каменистой ткани эндокарпия, *нскт* — наружный слой каменистой ткани эндокарпия. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2 и 4.

СОДЕРЖАНИЕ

1 р. 50 к.

Индекс
70056